

UNIVERSITE DU QUEBEC

MEMOIRE

PRESENTE A TROIS-RIVIERES
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN PSYCHOLOGIE

PAR
CLAUDE BELANGER

LES IMPLICATIONS DES AIRES CORTICALES VISUELLES
DANS LA PERCEPTION DES FORMES CHEZ LE CHAT

AVRIL 1986

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

Table des matières

Sommaire.....	v
Introduction.....	2
Chapitre premier - Contexte théorique et expérimental....	5
Cheminement visuel; de la rétine aux voies sous-corticales.....	5
Projections sous-corticales au cortex visuel.....	7
Etudes comportementales.....	10
Hypothèse.....	16
Chapitre II - Description de l'expérience.....	19
Sujets.....	19
Méthodes chirurgicales.....	20
Appareil d'expérimentation.....	23
Stimuli.....	27
Déroulement de l'expérience.....	30
Etape I.....	30
Etape II.....	30
Etape III.....	31
Etape IV.....	32

Chapitre III - Analyse des résultats et discussion.....	35
Méthode d'analyse.....	35
Résultats par groupe de lésions.....	38
Groupe I - Lésions du groupe d'aires 18 et 19 et de l'aire 17.....	38
Groupe II - Lésions de l'aire 19 et du groupe d'aires 17 et 18.....	44
Groupe III - Lésions des parties antéromédiane et postéromédiane de l'aire suprasylvienne latérale...	51
Groupe IV - Groupe contrôle.....	55
Discussion.....	60
Conclusion.....	71
Appendice - Table de hasard contrôlé de Gellerman.....	74
Remerciements.....	75
Références.....	77

Sommaire

Le but de cette recherche est de vérifier la capacité d'apprentissage de discriminations de formes visuelles chez le chat à cerveau divisé (chiasmatisé et commissurectomisé) lorsqu'il subi une lésion à l'une des aires ou à l'un des groupes d'aires corticales suivantes: 17, 17 et 18, 18 et 19, 19, et suprasylvienne latérale (uniquement les régions antéromédiane (AMLS) et postéromédiane (PMLS)).

Sur la base des lésions portées au cortex, les chats sont divisés en quatre groupes de deux chacun. Un premier groupe subit une lésion à l'aire 17 d'un hémisphère et aux aires 18 et 19 de l'hémisphère controlatéral. Un deuxième groupe subit une lésion aux aires 17 et 18 d'un hémisphère et à l'aire 19 de l'autre hémisphère. Un troisième groupe subit une lésion bilatérale des régions susnommées de l'aire suprasylvienne latérale. Un dernier groupe servant de groupe contrôle ne reçoit aucune lésion corticale.

Chacun des animaux est entraîné dans une boîte de Thompson à discriminer deux paires de stimuli visuels de formes planes choisis parmi cinq paires possibles (le signe + versus la

lettre T, le signe + VS un cercle, un carré VS un cercle, une barre verticale VS une barre horizontale et une barre verticale VS le signe +). Le critère de réussite est de 90 pour cent de réponses correctes et ce, durant deux jours d'affilée.

Les résultats démontrent que l'ablation totale de l'une ou l'autre des différentes régions corticales ci-haut mentionnées, n'affecte pas la discrimination de patterns visuels. Les performances obtenues par les sous-groupes expérimentaux et le sous-groupe contrôle sont similaires. Ces résultats suggèrent que la perception et la discrimination de stimuli simples et planimétriques sont soutenues par des voies sous-corticales en l'absence de certaines régions corticales.

Introduction

Déjà à son époque Descartes¹ effectuait des recherches descriptives sur la vision. Ce qu'il nous laisse peut-on dire aujourd'hui est riche de bonnes intuitions. Ce n'est que depuis une vingtaine d'années pourtant que la littérature scientifique, reposant sur des recherches anatomiques et électrophysiologiques, décrit avec une relative précision la complexité des connexions nerveuses entre les aires visuelles sous-corticales et corticales. Plusieurs recherches ont ainsi tenté de localiser les régions précises du cortex responsables de la discrimination de patterns visuels. Chez le chat, par exemple, des lésions aux aires 17 et 18 n'ont provoqué aucune perte au niveau de la rétention postopératoire de l'apprentissage de nouvelles discriminations (Sprague et al., 1977). Par ailleurs, des lésions des parties médianes du cortex suprasylvien latéral accompagné des aires 19 et 21 prolongent ou abolissent l'habilité des chats à acquérir la discrimination des formes basée sur l'orientation ou la forme (Sprague et al., 1977). Plus encore, des lésions restreintes à l'aire 20 seulement laissent la rétention des discriminations

1 - DESCARTES, RENE (1636). La dioptrique, in Discours de la méthode, Paris, Garnier-Flammarion, 1966, 98-162.

effectuées préopératoirement mais prolongent la durée des nouveaux apprentissages (Sprague et al., 1977).

Le but de cette recherche est d'étendre les connaissances à l'aide d'observations expérimentales et ce, afin d'établir l'importance du cortex extrastrié dans la médiation de la forme et des patterns visuels. Pour ce faire, et parce que la plupart des études utilisant des lésions corticales ont principalement testé la rétention et l'apprentissage au niveau postopératoire, cette recherche concerne l'habilité des chats à acquérir pour la première fois la discrimination de patterns. De plus, les lésions sont placées dans les aires corticales qui n'ont pas encore été détruites aux cours d'études antérieures similaires, telles que 19, la combinaison 18 et 19 et l'ablation des parties médianes de l'aire suprasylvienne latérale (AMLS et PMLS).

Chapitre premier

Contexte théorique et expérimental

Dans ce chapitre nous décrivons les voies anatomiques qu'emprunte l'information visuelle pour se rendre de la rétine au cortex visuel. Puis dans un second temps, nous résumons les différentes implications comportementales des aires corticales visuelles dans l'apprentissage de discriminations de formes simples.

Cheminement visuel; de la rétine aux voies sous-corticales

La rétine de l'oeil, responsable de la transformation de l'impression lumineuse en influx nerveux se compose de trois couches cellulaires spécifiques. Les cônes et les bâtonnets qui sont des cellules réceptrices ou photosensibles, composent la couche cellulaire de la rétine ayant pour rôle de générer les influx nerveux. Les cônes, plus sensibles à la couleur et les bâtonnets, plus sensibles au blanc sont reliés par les cellules horizontales et amacrines aux cellules bipolaires qui forment la seconde couche cellulaire rétinienne. Les cellules bipolaires sont des interneurones joignant à leur tour une dernière couche cellulaire appelée les cellules ganglionnaires. Les axones de ces dernières se regroupent en un point, la tache aveugle, et forment ainsi le nerf optique, voie d'accès aux

différentes structures sous-corticales du cerveau.

Le champ visuel de chaque oeil est divisé en deux moitiés égales par le méridien vertical. Ainsi chaque fibre nerveuse participant au nerf optique est reliée soit au champ visuel gauche, soit au champ visuel droit de l'oeil. En se croisant au niveau du chiasma optique, les fibres nerveuses reliées aux champs nasaux (champ gauche de l'oeil droit et champ droit de l'oeil gauche) sont projetées dans l'hémisphère controlatéral respectif (Sprague, 1966) tandis que les fibres temporales demeurent ipsilatérales (Hubel et Wiesel, 1967; Sprague et al., 1979). Les fibres nerveuses rattachées à la région du méridien vertical, zone centrale du champ visuel de l'oeil, se séparent de manière assez grossière entre les fibres nasales et temporales. Deux cellules réceptrices situées sur la ligne du méridien vertical peuvent projeter pour l'une dans l'hémisphère ipsilatéral et pour l'autre dans l'hémisphère controlatéral. Un point de fixation visuelle se retrouve donc représenté au sein du cortex des deux hémisphères à la fois (Blakemore, 1968; Joshua et Bishop, 1970; Leicester, 1968; Nikara et al., 1968).

Il semble chez le chat que la voie optique de chaque hémisphère formée des fibres nerveuses en provenance du champ nasal de la rétine controlatérale et du champ temporal de la rétine ipsilatérale emprunte cinq chemins différents. Le plus

connu va de la rétine jusqu'au noyau géniculé dorsolatéral. Le second va de la rétine jusqu'au noyau interlaminaire médian du corps genouillé latéral. Une autre voie empruntée va de la rétine au prétectum et de là, au pulvinar latéral. Une quatrième voie part de la rétine pour se prolonger au pulvinar médian et inférieur en passant par le collicule supérieur (Diamond, 1976). La cinquième et dernière voie implique la partie caudoventrale du claustrum (Hughes, 1981; 1980; Ptito et Lassonde, 1981; Levey et Sherk, 1981; Sanides et Buchholtz, 1979).

Projections sous-corticales au cortex visuel

Chacune des structures sous-corticales impliquées dans le cheminement de l'information visuelle projette des fibres nerveuses au cortex visuel. Ces structures corticales efférentes sont composées chez le chat des aires 17, 18, 19 et suprasylvienne latérale (Tusa et al., 1975; Palmer et al., 1977; Sprague et al., 1977; Sherman et Spear, 1982). Plus particulièrement, le corps genouillé dorsolatéral projette ses fibres aux aires 17 et 18 (Heath et Jones, 1972; Kawamura et al., 1974; Kennedy et Baleyrier, 1977) et avec une importance moindre, aux aires 19 et suprasylvienne latérale (Niimi et Sprague, 1970). Le noyau interlaminaire médian du corps genouillé est efférent pour sa part aux aires 18, 19 et

suprasylvienne latérale (Graybiel, 1972; Levey et Gilbert, 1976). Le prétectum de son côté projette ses fibres via le pulvinar latéral à l'aire 19 et de là aux aires 20(a et b) et 21(a et b) (Sprague et al., 1977; Shearman et Spear, 1982). En ce qui concerne le collicule supérieur, ses fibres via le pulvinar médian sont efférentes à toutes les aires susnommées du cortex visuel (Raczkowski, 1979; Hughes, 1977. Finalement, le claustrum possède des efférences visuelles aux aires 17, 18, 19 et suprasylvienne latérale (Ptito et Lassonde, 1981; Lassonde et al., 1981; Riche et Lanoir, 1978; Macchi et al., 1978; Flindt-Egebak et Olsen, 1978).

A leur tour, toutes les aires du cortex visuel diffusent en direction des structures sous-corticales. Ainsi, les aires 17, 18, 19 et suprasylvienne latérale sont afférentes au corps genouillé dorsolatéral, au collicule supérieur (Kawamura, 1974) et à la partie dorsocaudale du claustrum (Jayaraman et Updyke, 1979) voir même au claustrum controlatéral (Berman et Payne, 1980). En plus de projeter des fibres nerveuses dans les différentes parties du cortex visuel de l'hémisphère controlatéral, toutes les aires visuelles d'un même cortex sont interreliées entre elles (Berlucchi et al., 1972; Shoumura, 1972; Garey et al., 1968).

Depuis le chiasma optique, la voie optique en passant dans

les diverses structures sous-corticales pour se terminer au cortex demeure toujours ipsilatérale (Burrow et Hayhow, 1971; Garey et Powell, 1967). La totalité de l'information visuelle controlatérale qui arrive par la voie optique provient donc des fibres nerveuses qui font le pont au niveau du chiasma optique. Une section sagittale médiane pratiquée au niveau du chiasma optique permet de restreindre l'input visuel au niveau de la rétine ipsilatérale (Myers, 1955). Toutefois, lors d'études comportementales où une section du chiasma optique latéralise l'input visuel au cortex de chaque hémisphère, la possibilité de transférer controlatéralement une tâche de discrimination apprise en vision monoculaire se conserve (Myers, 1955).

L'information visuelle s'achemine donc du cortex ipsilatéral au cortex controlatéral par des projections utilisant les diverses commissures, sous-corticales et corticales. Berlucchi et al., (1967) et Hubel et Wiesel (1967) ont enregistré l'activité unitaire d'axones visuels au niveau postérieur du corps calleux. Toutes ces fibres calleuses originent des aires 17, 18, 19 et suprasylvienne latérale (parties antéro- et postéromédiane) et aboutissent au cortex controlatéral dans des zones homotopiques et hétérotopiques. D'autres travaux faits par Garey et al. (1968) confirment anatomiquement ces projections calleuses. Une lésion au niveau de quelques portions de l'aire 17 ou de l'aire 18 d'un hémisphère produit

une dégénérescence de certaines fibres nerveuses au niveau des aires 17, 18, 19 et suprasylvienne latérale de l'hémisphère controlatéral. Une lésion des aires 19 affectera les fibres controlatérales de l'aire 19 et suprasylvienne latérale (Heath et Jones, 1970; Shoumura, 1972). Finalement, une lésion d'une portion de l'aire suprasylvienne latérale n'affectera uniquement que les fibres nerveuses de son homonyme controlatéral (voir fig. 1).

Etudes comportementales

Gazzaniga (1970), Myers (1961) et Sperry (1956) démontrent que l'apprentissage de tâches simples en vision monoculaire demeure latéralisé chez des singes et des chats chiasmatomisés et commissurectomisés (corps calleux et commissure antérieure). Berlucchi et al. (1978) démontrent chez les chats chiasmatomisés que malgré une section des commissures intertectale, hippocampienne et postérieure, ceux-ci conservent la capacité d'opérer des transferts interhémisphériques. Si en plus une section du corps calleux leur est portée, la capacité du transfert interhémisphérique est immédiatement abolie. Ces résultats tendent à démontrer l'importance de la structure commissurale reliant les deux hémisphères cérébraux chez le chat. Toutefois, Sechzer (1963) démontre qu'il est possible chez le chat à cerveau divisé de voir apparaître un certain

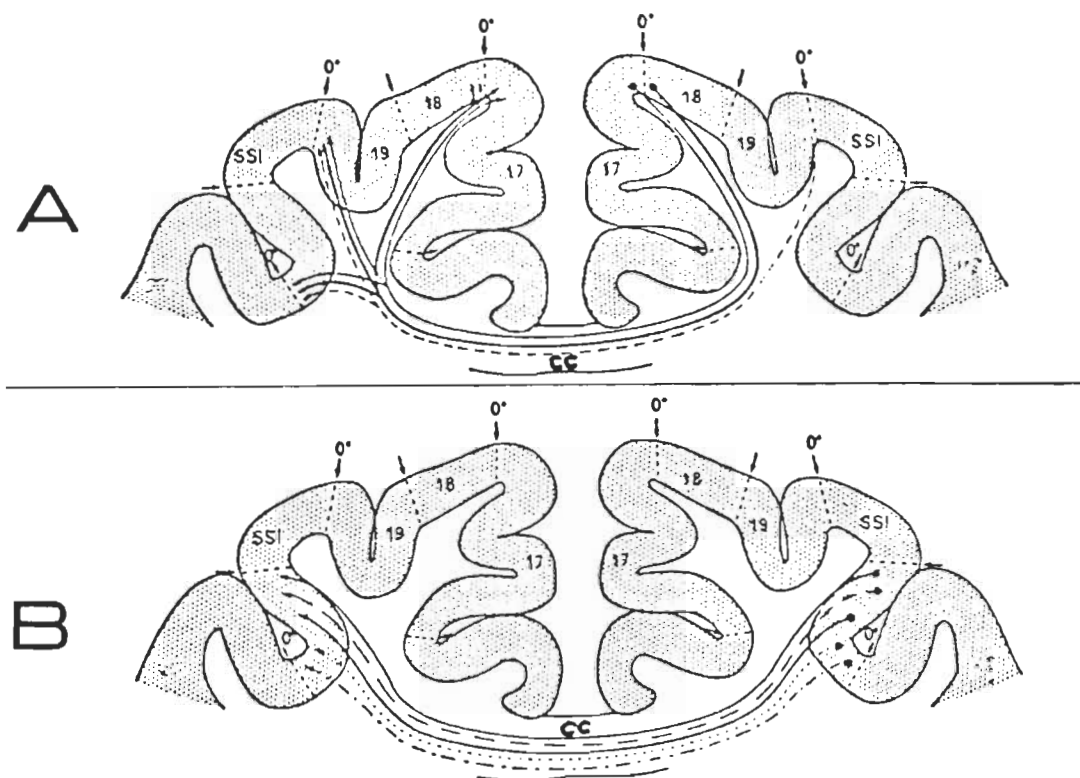


Fig. 1 - Représentation anatomique de l'organisation des connexions calleuses entre les aires visuelles du cortex du chat. A - Projections des aires 17, 18 et 19 à leurs homologues contralatéraux. B - Projections de l'aire suprasylvienne latérale à l'aire contralatérale identique. (SSL - aire suprasylvienne latérale. CC - corps calleux. 0° - limites des aires visuelles.

transfert interhémisphérique de tâches de discriminations apprises monoculairement. Selon elle, le transfert interhémisphérique s'opère par des voies extracalleuses et se justifie par le mode de renforcement utilisé, soit le choc électrique. Provençal (1979) et Leporé et al. (1985) abondent dans le même sens et explique que le transfert interhémisphérique est selon le type de renforcement motivant l'animal à apprendre la tâche de discriminations. Myers (1955) démontre pour sa part qu'un apprentissage en vision monoculaire chez des chats à cerveau divisé ne produit aucun échange interhémisphérique lorsque la nourriture sert d'agent de renforcement. Ainsi, selon le degré de motivation interne de l'animal, il est possible à l'aide d'un surapprentissage et d'un renforcement fortement aversif de provoquer le passage de l'information visuelle d'un hémisphère à l'autre par des voies sous-corticales peu ou pas utilisées en temps normal (Leporé et al., (1985).

Plusieurs études comportementales effectuées à l'aide de chats chiasmatomisés démontrent qu'au niveau du transfert interhémisphérique les aires 17, 18 et 19 ne jouent pas un rôle important. En effet, suite à une section d'une portion du corps calleux comprenant les fibres nerveuses afférentes des aires 17, 18 et 19, une section supplémentaire de la commissure calleuse comprenant toutes les fibres à contenu visuel (i.e.

une section englobant aussi les fibres nerveuses afférentes de l'aire suprasylvienne et des aires 20 et 21) s'avère nécessaire afin d'arrêter les échanges interhémisphériques significatives (Berlucchi et al., 1978). D'autre part, Sprague et al. (1977) démontrent que les chats qui subissent une ablation bilatérale des aires 17 et 18 conservent la capacité du transfert interhémisphérique. Ainsi, la contribution des aires 17, 18 et 19 additionnées n'est pas essentielle pour le cortex controlatéral dans la discrimination des formes. En effet, l'information que ces aires fournissent habituellement à l'autre hémisphère peut être remplacée par l'information des autres aires visuelles qui n'ont pas eu leurs fibres calleuses sectionnées. Cette remarque s'applique aussi pour le cortex ipsilatéral en ce qui à trait au rôle des aires 17 et 18 additionnées. Il semble donc que l'aire suprasylvienne latérale qui projette ses fibres en abondance à son homonyme via le corps calleux soit d'une importance primordiale pour le transfert interhémisphérique (Spear et Baumann, 1979; Berlucchi et al., 1979)

La plupart des aires corticales visuelles qui ne sont pas jugées importantes pour le transfert interhémisphérique ne sont également pas indispensables pour les tâches de discriminations de formes. Ainsi il appert que la capacité de discrimination de formes se conserve malgré des lésions bilatérales de l'aire

17 (Doty, 1971; Sprague et al., 1977; 1981). Toutefois, de telles lésions chez le singe, voir même chez l'homme, semblent affecter la capacité d'apprentissage (Leporé et al., 1976; Humphry, 1974). D'autres auteurs rapportent que la capacité de discriminer peut être mise à jour, donc conservée, à l'intérieur de conditions expérimentales appropriées (Dineen et Keating, 1979). Sprague et al. (1977) rapportent qu'une section combinée des aires 17 et 18 chez le chat n'interfère aucunement sur la rétention et l'apprentissage de discriminations visuelles. De plus, cette double ablation corticale n'affecte pas l'attention visuelle, l'orientation dans l'espace, la perception stéréoscopique ainsi que l'acuité visuo-motrice. Dans cette même étude il rapporte qu'après une lésion des aires 19, 21 et suprasylvienne latérale la capacité à discriminer des formes est abolie ou fortement compromise. Winterkorn (1977) arrive aux mêmes conclusions après avoir lésé les aires 17, 18 et 19 chez un même animal. De leur côté, Spear et Braum (1969) avec des lésions aux aires 17, 18 et 19 en arrivent à une conclusion plus nuancée: l'apprentissage de discriminations des formes n'est pas aboli, tout au plus, le temps nécessaire pour l'apprentissage doit être augmenté. Des lésions portées uniquement à l'aire 20 laissent la capacité à discriminer des tâches déjà apprises mais prolongent le temps d'apprentissage de nouvelles discriminations (Sprague et al.,

1977)). Les résultats obtenus concernant la capacité de discriminer suite aux différentes lésions ne concordent pas tous vers une conclusion unique. A tout le moins, la position des auteurs est unanime quant au rôle minoritaire des aires 17 et 18 dans l'intégration de l'information visuelle.

Grâce aux travaux expérimentaux cherchant à mettre à jour le niveau d'implication des aires corticales visuelles dans la discrimination des formes; il est clair que les aires 17 et 18 ne sont pas essentielles, il n'en va pas de même pour la contribution des aires 19 et suprasylvienne latérale. En effet, partout où l'implication de l'aire 19 ou de l'aire suprasylvienne latérale a été vérifiée, chacune de ces aires n'était pas seule en cause. Pour faire apparaître avec un meilleur relief l'importance de ces aires dans l'intégration de l'information visuelle, cette recherche vérifie la capacité d'apprentissage de discriminations de formes visuelles simples suite à des lésions corticales portées aux aires 17 et 18 ou 18 et 19 ou encore à l'une des aires suivantes: 17, 19 ou suprasylvienne latérale (limitée à ses parties antéro- et postéromédiane). Par le fait même, cette recherche propose de mettre en évidence l'importance des régions extrastriées dans la médiation de la forme et des patterns visuels. Puisque le but vise à connaître les capacités d'apprentissage de discriminations de formes visuelles, chacun des animaux choisis

demeure naïf jusqu'au premier apprentissage qui se fait une fois les lésions corticales effectuées. Cette approche, originale par rapport à celles des autres travaux cités précédemment, a l'avantage de mesurer plus précisément la capacité d'apprentissage. Ainsi, la capacité de rétention n'est pas mise en cause et n'interfère aucunement sur les capacités réelles d'apprentissage. De plus, comme une ablation partielle des aires visuelles contralatérales conserve la capacité du transfert interhémisphérique de l'apprentissage, des chats à cerveau divisé sont utilisés. Cette approche limite le travail de discriminations à un seul hémisphère et permet de mettre en cause uniquement la contribution des aires laissées intactes par les chirurgies.

Hypothèse

Suite à des lésions localisées aux aires 17, 17 et 18, 18 et 19, 19, ou suprasylvienne latérale (dans ses parties antéro- et postéromédiane seulement) chez des chats à cerveau divisé ayant pour tâche l'apprentissage initial de discriminations de formes visuelles simples en vision monoculaire; il est postulé: que chacune de ces régions corticales, prise individuellement, ne joue pas un rôle déterminant dans cette forme d'apprentissage.

Si l'hypothèse se vérifie, chacun des animaux ayant subi

l'une ou l'autre des lésions corticales prévues conservera la capacité d'apprendre à discriminer des formes visuelles simples. Une implication relativement faible de chacune de ces aires corticales dénotera donc une implication des voies sous-corticales dans l'élaboration des discriminations visuelles. En effet, si le cortex visuel est nécessaire pour la perception visuelle mais qu'aucune de ses parties le composant prise individuellement n'est nécessaire dans l'accomplissement de sa tâche, les relais sous-corticaux doivent jouer un rôle de garde ou de compensation lorsqu'ils projettent aux autres aires corticales demeurées intactes.

Chapitre II

Description de l'expérience

Sujets

Un groupe de huit chats (CC 1, CC 2, CG 17, CD 17, CG 19, CD 19, CS 1 et CS 2) de même espèce (felis catus), tous naïfs au niveau expérimental, est utilisé dans cette recherche; il se compose de quatre femelles et de quatre mâles. L'âge des animaux varie entre un et trois ans et leurs poids s'échelonnent de trois à quatre kg. Préalablement au conditionnement expérimental, tous les chats subissent une lésion totale du corps calleux, de la commissure antérieure, de la commissure hypocampienne, de la masse intermédiaire et du chiasma optique. De plus, différentes lésions corticales viennent s'ajouter pour partager les chats en sous-groupes expérimentaux distincts. Seul le sous-groupe contrôle ne reçoit aucune autre lésion que celles des différentes commissures et du chiasma optique, ce sont les chats CC 1 et CC 2. Les lésions corticales des sous-groupes concernent les aires 17, 18, 19 et les parties postéro- et antéromédiane de l'aire suprasylvienne latérale (AMLS et PMLS). Ces lésions engagent la totalité des régions corticales énoncées. Elles se distribuent comme suit: dans un premier sous-groupe deux chats subissent une lésion de l'aire 17; de l'hémisphère gauche pour

CG 17 et de l'hémisphère droit pour CD 17. L'hémisphère controlatéral respectif reçoit une lésion aux aires 18 et 19. Les deux chats du deuxième sous-groupe subissent une lésion de l'aire 19; de l'hémisphère gauche pour CG 19 et de l'hémisphère droit pour CD 19. L'hémisphère controlatéral de chacun des chats reçoit une lésion aux aires 17 et 18. Le troisième sous-groupe expérimental porte sur deux chats, CS 1 et CS 2, une lésion bilatérale du cortex suprasylvien latéral médian (les parties antéro- et postéromédiane seulement). Dans ce dernier cas chaque hémisphère sert de contrôle à l'autre.

Lorsqu'ils ne sont pas en expérimentation, les animaux sont installés dans des cages individuelles situées dans une pièce commune et reçoivent eau et nourriture à satiété. Toutefois, pour certains chats, il arrive qu'il faille contrôler à la baisse leur ration quotidienne de nourriture selon leur degré de performance. De plus, tout au long de l'expérimentation, pour éviter les réactions de peur chez les animaux et par conséquent une éventuelle perturbation de la performance expérimentale, les chats sont toujours manipulés par les mêmes personnes: trois expérimentateurs et une technicienne.

Méthodes chirurgicales

La phase chirurgicale se déroule en deux étapes espacées

de quelques semaines. La première consiste en la section intégrale des différentes commissures interhémisphériques ainsi que du chiasma optique de chacun des chats. La deuxième étape englobe les différentes lésions corticales portées aux sous-groupes expérimentaux.

Préalablement à chaque chirurgie, afin de réduire le risque de blocage des voies respiratoires par d'éventuels vomissements souvent fréquents lors d'anesthésies générales, l'animal est privé de nourriture 24 heures. La chirurgie débute par une injection intramusculaire d'un mélange de chlorhydrate de kétamine (Kétaset; 0,1 cc/kg) et d'atropine (0,2 cc/kg). L'injection du chlorhydrate de kétamine calme l'animal alors que celle de l'atropine diminue les sécrétions salivaires et bronchiques; réduisant ainsi les risques encore présents de blocage des voies respiratoires. L'animal est par la suite branché à un appareil d'anesthésie au gaz. L'appareil distribue un mélange d'halotane et d'oxygène. L'halotane a pour effet d'anesthésier et l'oxygène de réanimer. La quantité relative de chacun des deux gaz varie continuellement tout au long de la chirurgie dépendamment de l'état anesthésique de l'animal.

Parallèlement à l'anesthésie, l'animal est installé sur un support stéréotaxique David Kopf (modèle 1404) où la tête une

fois solidement maintenue est rasée puis lavée à l'aide d'une solution d'iode. L'état physiologique de l'animal est constamment surveillé à l'aide d'un moniteur cardiaque et respiratoire. Les différentes lésions sous-corticales et corticales sont pratiquées dans des conditions d'asepsie partielle. L'approche est visuelle et se fait à l'aide d'un microscope binoculaire Zeiss à dissection (modèle 6; 40X).

La lésion du chiasma optique s'effectue par une approche transbucale décrite par Myers (1956). Pour atteindre les différentes commissures et le cortex, une incision de la peau est pratiquée au dessus du sinus médian sagital. Cette incision présente la suture coronale où une bande d'os (5 mm X 25 mm) est enlevée à l'aide d'une fraise dentaire. A son tour la dure mère est incisée puis écartée. Les hémisphères maintenant visibles sont écartés à l'aide d'un rétracteur de Sperry pour donner un libre accès à la commissure calleuse. A l'aide d'un tube et d'une pompe à vide les commissures calleuse, antérieure et hippocampienne ainsi que la masse intermédiaire sont sectionnées par succion. Les lésions corticales sont pratiquées par aspiration totale des aires concernées correspondant à la cartographie anatomique des aires visuelles du chat rapportées par Sprague et al. (1977).

Suite à chacune des deux étapes chirurgicales, afin de

permettre une récupération physique, les animaux reçoivent des antibiotiques (pénicilline-streptomycine) ainsi que d'autres soins postopératoires d'une durée minimale de deux semaines.

Lorsque les tests de comportements sont terminés, les chats sont euthanasiés à l'aide d'une surdose de Nembutal et perfusés par le coeur avec une solution saline isotonique suivie d'une solution de formaline (10%). Les cerveaux sont par la suite prélevés, photographiés, fixés dans de la parafine et sectionnés en tranches de 10 μ m d'épaisseur selon un plan frontal. Une coupe tous les 200 μ m est conservée à l'exception de la région contenant le chiasma optique où elles sont toutes conservées. Ces coupes sont teintes selon la méthode de Kluver-Barrera (1956) pour délimiter l'étendue des lésions. La reconstruction des lésions se fait en projetant les coupes sur une surface standard de cerveaux dessinés qui contient en détail la localisation des aires corticales. La nomenclature des aires du cortex provient de celle utilisée dans les travaux de Tusa et al. (1975), Sprague et al. (1977), Palmer et al. (1977), Sherman et Spear (1982).

Appareil d'expérimentation

L'appareil d'expérimentation se compose d'une boîte en plexiglas fabriquée dans nos laboratoires. Cette boîte de couleur noire et opaque est une version modifiée de la boîte de

Thompson décrite en détail dans une étude de Berlucchi et Marzi (1970). Une illustration de la boîte apparaît à la figure 2.

La boîte de par ses mesures extérieures fait 120 cm de long, 46 cm de large et 41 cm de haut. L'épaisseur du plexiglas utilisé est de 0,5 cm. Trois compartiments ou chambres divisent cette boîte; un premier sert de pièce d'attente lors du départ, un second loge l'animal lors du processus de décision (lorsque le chat fait son choix de discrimination entre deux réponses possibles) et un dernier donne sur l'extérieur lors de l'arrivée. La longueur respective de chacun des compartiments est de 40, 60 et 20 cm. Deux ouvertures de mêmes dimensions (46 cm de largeur X 41 cm de hauteur) sont pratiquées aux extrémités de la boîte. Une première sur le panneau arrière sert d'accès à l'intérieur de la chambre de départ. Cette ouverture se ferme à l'aide d'une porte coulissante verticalement qui demeure en place sous l'action de son poids. La seconde ouverture, cette fois sur l'avant de la boîte laisse voir le panneau de décision situé à 20 cm plus en profondeur. Ce panneau sépare les compartiments de décision et d'arrivée. Il contient trois portes à battants (20 cm de largeur X 28 cm de hauteur pour chacune des portes) fabriquées en plexiglas (0,25 cm d'épaisseur) translucide s'ouvrant par une simple pression continue exercée sur elles par la tête du chat. Ce panneau de décision coulisse

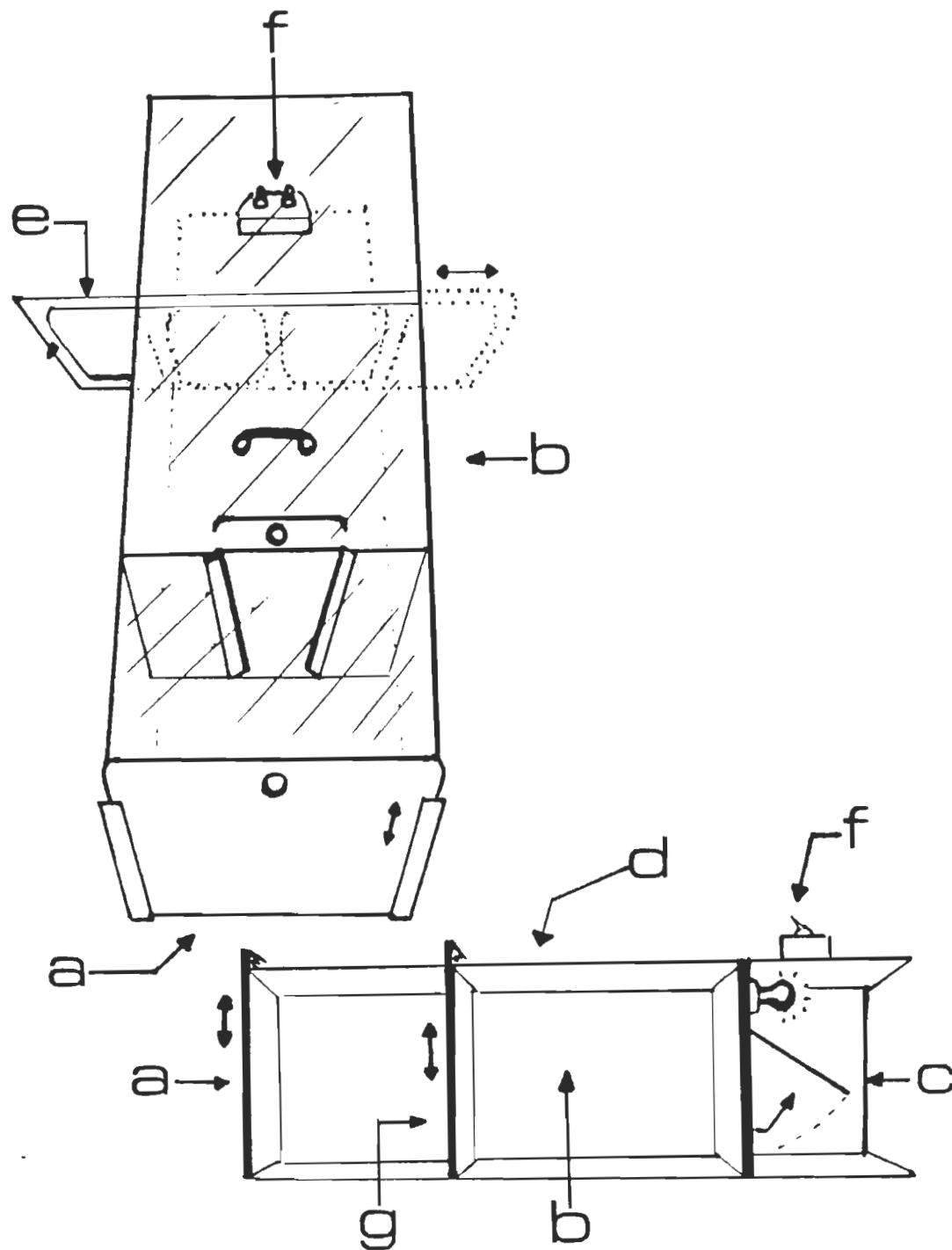


Fig. 2 - Boîte de Thompson modifiée. A - Porte coulissante d'entrée. B - Chambre de décision. C - Portes de discrimination. D - Panneau d'observation recouvrant la chambre de décision. E - Panneau coulissant contenant les trois portes de discrimination (remarquer qu'il n'y a que deux portes visibles de l'intérieur de la boîte. F - Contrôle de l'éclairage. G - Panneau d'accès à la chambre de décision.

horizontalement dans le sens de la largeur de sorte qu'il traverse la boîte et ne laisse voir que deux portes à la fois par l'animal situé à l'intérieur. Ainsi le stimulus positif peut alterner rapidement de gauche à droite ou à l'inverse entre chaque essai. La séparation des compartiments de départ et de décision est assurée par un panneau coulissant verticalement tout comme celui qui permet l'accès à l'intérieur de la boîte. Les dimensions de cette troisième porte sont toutefois réduites afin que lorsque la porte s'ouvre pour donner accès à la chambre de décision, l'animal soit bien centré par rapport aux deux portes à discriminer. Un panneau amovible fabriqué de plexiglas transparent recouvre totalement le compartiment de décision (46 cm X 60 cm). Ce panneau permet l'observation du chat lors du processus de décision et facilite l'entraînement lors des essais préliminaires. Afin de bloquer à volonté l'ouverture de l'une ou l'autre des deux portes à battants qui sont présentées à l'animal, un petit trou pouvant recevoir une cheville est pratiqué dans le plancher de la boîte juste devant chacune des portes. Finalement, une ampoule incandescente (contrôlée à l'aide d'un rhéostat) est installée au dessus des portes à discriminer du côté de la chambre d'arrivée. Cette ampoule est la seule source d'éclairage dans la pièce lors des séances d'expérimentation; elle laisse donc clairement voir les portes de sortie à l'animal.

Le renforcement utilisé se compose de nourriture moite pour chat Tender vittles (de Purina). Pour chaque réponse positive, le chat en reçoit des mains de l'expérimentateur un petit morceau.

Dans le but d'alléger l'utilisation de la boîte, celle-ci repose sur une grande table. De plus, les dimensions de cette table permette la libre circulation du chat autour de la boîte.

Stimuli

Deux séries de stimuli sont utilisées dans cette expérience. Une première série comporte une seule paire à discriminer et est utilisée au cours de la phase d'entraînement, il s'agit des stimuli noir/blanc. L'une des deux portes à choix est presque totalement recouverte de ruban adhésif noir et opaque empêchant la luminosité de passer sauf en son pourtour, tandis que l'autre porte demeure totalement translucide. Le stimulus associé au renforcement positif est le noir. La deuxième série à discriminer comporte cinq paires différentes à discriminer. Elles se composent comme suit: le signe + versus la lettre T, le signe + VS un cercle, un carré VS un cercle, une barre verticale VS une barre horizontale et une barre verticale VS le signe +. Le renforcement positif relatif à chacune de ces paires se distribue ainsi; le signe +

des deux premières paires, le carré et les barres verticales des deux dernières paires. Les autres stimuli sont négatifs et exempts de renforcement. Une illustration des divers stimuli apparaît à la figure 3.

Tout comme la première série, chacun des stimuli est fabriqué de ruban adhésif apposé sur le côté extérieur et au centre des portes à battants. Chacun des stimuli de la seconde série occupe une même superficie (environ 20cm carrés) et permet ainsi à la lumière de traverser les portes en quantité relativement équivalente. Chacun des stimuli de la deuxième série couvre approximativement cinq degrés d'angle visuel lorsqu'il est perçu de l'entrée de la chambre de décision. Un photomètre (Tektronix, modèle j6503) sert à contrôler la quantité de lumière projetée sur les portes stimuli et réduit ainsi la présence d'indices indésirables. Les stimuli sont perçus par le chat en vision monoculaire grâce à une lentille sclérotique de plastique physiologique noir (diamètre 1,8 cm) qui recouvre entièrement un des deux yeux de l'animal.

La position du stimulus positif de chaque paire lors des présentations est assujettie à la table de Gellerman (1933, voir appendice); elle alterne ainsi à gauche et à droite. Selon cette table, une session d'expérimentation comporte 40 essais se répartissant en quatre blocs équivalents de dix

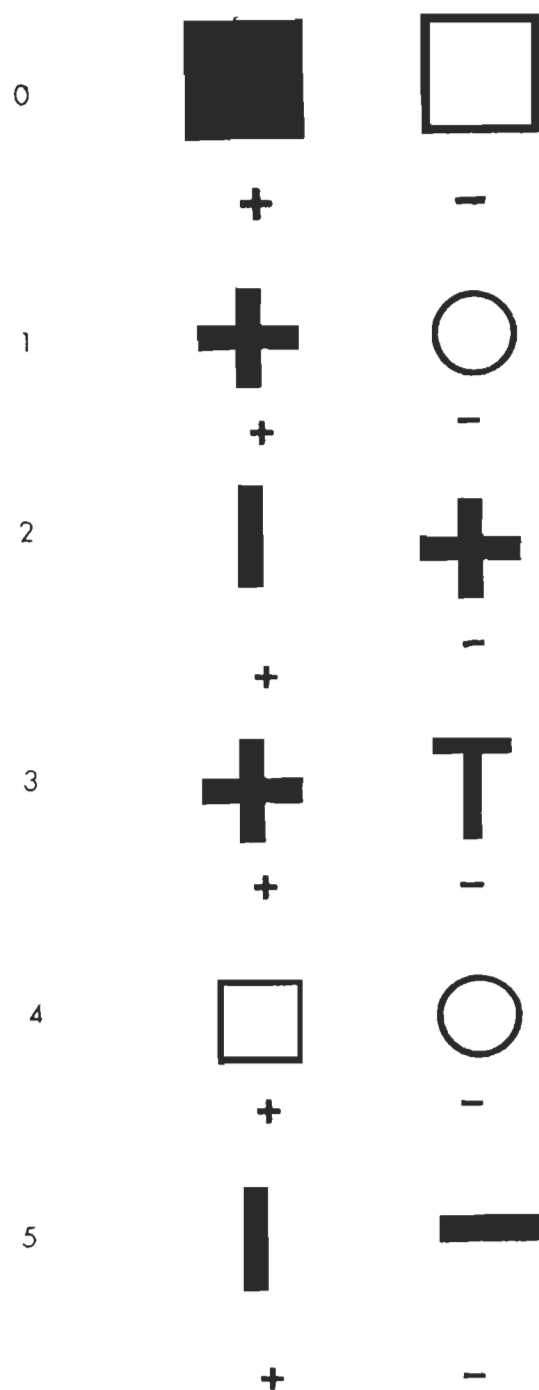


Fig 3 - Stimuli utilisés (de la première et de la deuxième série) représentés au sein de chaque paire avec leurs attributions positive ou négative. 0 - Stimuli noir VS blanc. 1 - Signe + VS cercle. 2 - Barre verticale VS signe +. 3 - Signe + VS lettre T. 4 - Carré VS cercle. 5 - Barre verticale VS barre horizontale.

essais chacun. Les stimuli positifs étant présentés cinq fois à gauche et cinq fois à droite sans jamais être présentés consécutivement à la même position plus de trois fois. De plus, la position du stimulus positif de la première paire présentée lors de chaque séance alterne selon la table à gauche et à droite.

Déroulement de l'expérience

Etape I

Dans un premier temps, les animaux sont familiarisés avec les expérimentateurs et l'appareillage. Le chat, pendant une période de 20 minutes et ce, durant trois jours consécutifs, circule tout autour de la boîte de Thompson modifiée et s'acclimate à la salle d'expérimentation. Peu après, il doit passer plusieurs fois d'affilée au travers de la boîte jusqu'à ce que ses mouvements soient naturels; les portes à discriminer étant libres de stimuli et déverrouillées.

Etape II

Au cours de la seconde étape, les animaux assurent leurs passages hors de la boîte en discriminant les stimuli noir/blanc qui leur sont présentés. Il s'agit d'une tâche simple qui démontre que l'animal est en mesure d'assumer un apprentissage de discriminations de formes visuelles. Telle

que décrite auparavant, la porte sombre assure à l'animal un renforcement positif alors que la porte éclairée qui est verrouillée, force l'animal à reconsidérer son choix. Et dans ce dernier cas, bien que choisissant la bonne porte, aucun renforcement ne vient récompenser les efforts du chat.

L'apprentissage se fait d'abord binoculairement et puis monoculairement. Lorsqu'un chat atteint le critère de réussite pour chacun des deux yeux (90% de bonnes réponses, pendant deux jours consécutifs), il est soumis aux lésions des différentes commissures déjà mentionnées ainsi que celle du chiasma optique. Ces lésions ont pour but, lorsque l'animal travaille en vision monoculaire, de limiter l'input visuel à un seul hémisphère (Myers, 1955). L'utilisation de chats à cerveau divisé permet d'assurer que le manque créé par les régions corticales lésées ne sera pas comblé par les échanges interhémisphériques. De plus, cette méthode en permettant de faire deux types de lésions à la fois réduit le nombre d'animaux nécessaires.

Etape III

Après la période de récupération les animaux sont entraînés en vision monoculaire, à discriminer les stimuli noir/blanc. Selon Butler (1968), un animal chiasmatomisé peut éprouver des difficultés d'apprentissage en vision monoculaire;

ces difficultés mettraient en cause une incoordination motrice des yeux qu'un surapprentissage tend à corriger. Une fois le critère de réussite atteint à nouveau, les animaux de tous les sous-groupes à l'exception de ceux du sous-groupe contrôle sont soumis aux différentes lésions corticales. Les résultats de l'apprentissage de discriminations des stimuli noir/blanc ne sont pas retenus dans l'analyse des résultats.

Etape IV

Après la seconde chirurgie les animaux bénéficient d'une période de récupération qui varie selon l'animal. Par la suite ils ont de nouveau à discriminer les stimuli noir/blanc. Il s'agit d'une période de réapprentissage assurant que l'animal, malgré les chirurgies qu'il a subies conserve la capacité à discriminer des stimuli visuels simples. Après avoir atteint le critère de réussite pour chacun des deux yeux, les chats sont répartis en quatre sous-groupes selon le type de lésion qu'ils ont subi. Ces sous-groupes ont à discriminer cinq nouvelles paires de stimuli. L'apprentissage se fait en vision monoculaire et progressivement les chats passent d'une paire à l'autre à chaque fois que le critère de réussite est atteint et ce, pour chacun des deux yeux. L'ordre de présentation des stimuli varie selon l'animal, ceci afin d'amoindrir l'influence possible de généralisation associée à chacune des

paire de stimuli retenue. Une fois les séances d'apprentissage terminées, les chats sont euthanasiés et leurs cerveaux prélevés et sectionnés aux conditions déjà mentionnées.

Chapitre III

Analyse et interprétation des résultats

Méthode d'analyse

Un examen microscopique du matériel teint selon la technique Kluver-Barrera (1956) indique que le chiasma optique et le corps calleux sont complètement sectionnés chez chacun des huit chats. De plus, l'étendue des lésions corticales reconstruites en détail par une projection d'un dessin des régions lésées montre que toutes les lésions corticales atteignent leur but.

L'analyse des résultats porte sur la capacité d'apprentissage postopératoire des différentes tâches de discriminations visuelles (cf. fig. 3) chez les chats à cerveau divisé qui subissent les différentes lésions corticales. L'analyse s'intéresse aussi aux résultats des deux chats qui composent le groupe contrôle et qui subissent uniquement la séparation des deux hémisphères. Il s'agit là d'une analyse peu commune car les résultats obtenus concernent ceux d'un premier apprentissage de discriminations visuelles alors que les animaux sont en postopératoire. Il n'est donc là aucunement question d'une analyse de la capacité de rétention visuelle ou encore de rétention d'apprentissage de

discriminations visuelles.

Les résultats sont obtenus au cours des séances d'apprentissages de 40 essais. Le critère d'apprentissage, soit 90 pour cent de bonnes réponses, est atteint lorsque l'animal réussit 36 essais sur les 40 prévus par séance et ce, pendant deux séances consécutives.

La méthode d'analyse comprend dans un premier temps des courbes d'apprentissages individuels représentant chacun des chats. Ces courbes d'apprentissages sont obtenues en traçant le graphique du pourcentage des essais réussis en fonction du nombre total d'essais (essais réussis et non réussis). Ces graphiques regroupent les essais en bloc de 40 essais et le pourcentage des essais réussis est calculé pour chaque bloc. Le calcul du pourcentage s'exécute ainsi:

$$\% = (X / N) 100$$

X représente le nombre d'essais réussis et N représente le nombre total d'essais.

La méthode d'analyse comprend aussi un histogramme de fréquence représentant la moyenne du nombre d'essais nécessaires à chacun des groupes expérimentaux et contrôle pour atteindre le critère de réussite des tâches de discriminations. De plus, afin de vérifier la présence d'un processus de transfert interhémisphérique de l'apprentissage,

chaque performance d'un hémisphère donné est comparée avec celle de l'autre hémisphère. Dans un premier temps, au cours des 40 premiers essais, c'est la performance initiale (P.I.) d'un hémisphère participant à une tâche de discriminations pour la première fois qui est comparée avec la performance initiale de l'autre hémisphère tout aussi naïf qui exécute la même tâche peu après. Le résultat habituel attendu s'il y a absence de transfert interhémisphérique est d'à peu près 50 pour cent de bonnes réponses. Dans un deuxième temps, c'est la quantité totale d'erreurs (T.E.) qu'un hémisphère cumule au cours d'un apprentissage de discriminations jusqu'à l'atteinte du critère de succès. Ce nombre total d'erreurs (T.E.) se compare avec celui qu'obtient l'autre hémisphère de l'animal pour la même tâche et dans les mêmes conditions. Selon Berlucchi et al. (1978) la performance du deuxième oeil se doit d'être au minimum 1,25 fois supérieure en essais réussis à celle du premier oeil pour que le transfert interhémisphérique de l'apprentissage soit pris en considération. Toutefois, ces auteurs dans ce même article ajoutent que le calcul de la capacité du transfert interhémisphérique peut être influencé par d'autres facteurs où il est difficile d'exercer un contrôle rigoureux. Ces facteurs peuvent se composer d'un dommage neurologique indifférencié occasionné par la chirurgie, d'une difficulté de

la tâche, de la motivation ponctuelle de l'animal et de l'asymétrie de performance fort possible de chacun des hémisphères. Ces asymétries de performance se produisant lorsque les hémisphères sont soumis à une tâche de discrimination de patterns visuels en vision monoculaire et dans des conditions où un hémisphère ne peut avoir recours à l'autre hémisphère dans le traitement de l'information.

Résultats individuels par groupe de lésions

Groupe I - lésions à l'aire 17 et au groupe d'aires 18 et 19

Les chats à cerveau divisé de ce groupe, comme ceux de tous les autres groupes à l'exclusion du groupe contrôle sont testés en postopératoire. Ainsi, ceux du premier groupe ont reçu dans un cas (CG 17) une lésion de l'aire 17 de l'hémisphère gauche et une lésion des aires 18 et 19 de l'hémisphère droit. Dans l'autre cas (CD 17), les mêmes lésions ont été portées dans l'ordre inverse; 17 de l'hémisphère droit et 18 et 19 de l'hémisphère gauche. Les figures 4 et 5 montrent respectivement les photographies de six sections frontales des cerveaux de CG 17 et de CD 17 et indiquent l'étendue des dommages corticaux subis. Ces figures indiquent que les lésions corticales sont bien localisées et que les cibles visées ont été entièrement enlevées et ce, pour chacun des deux chats.

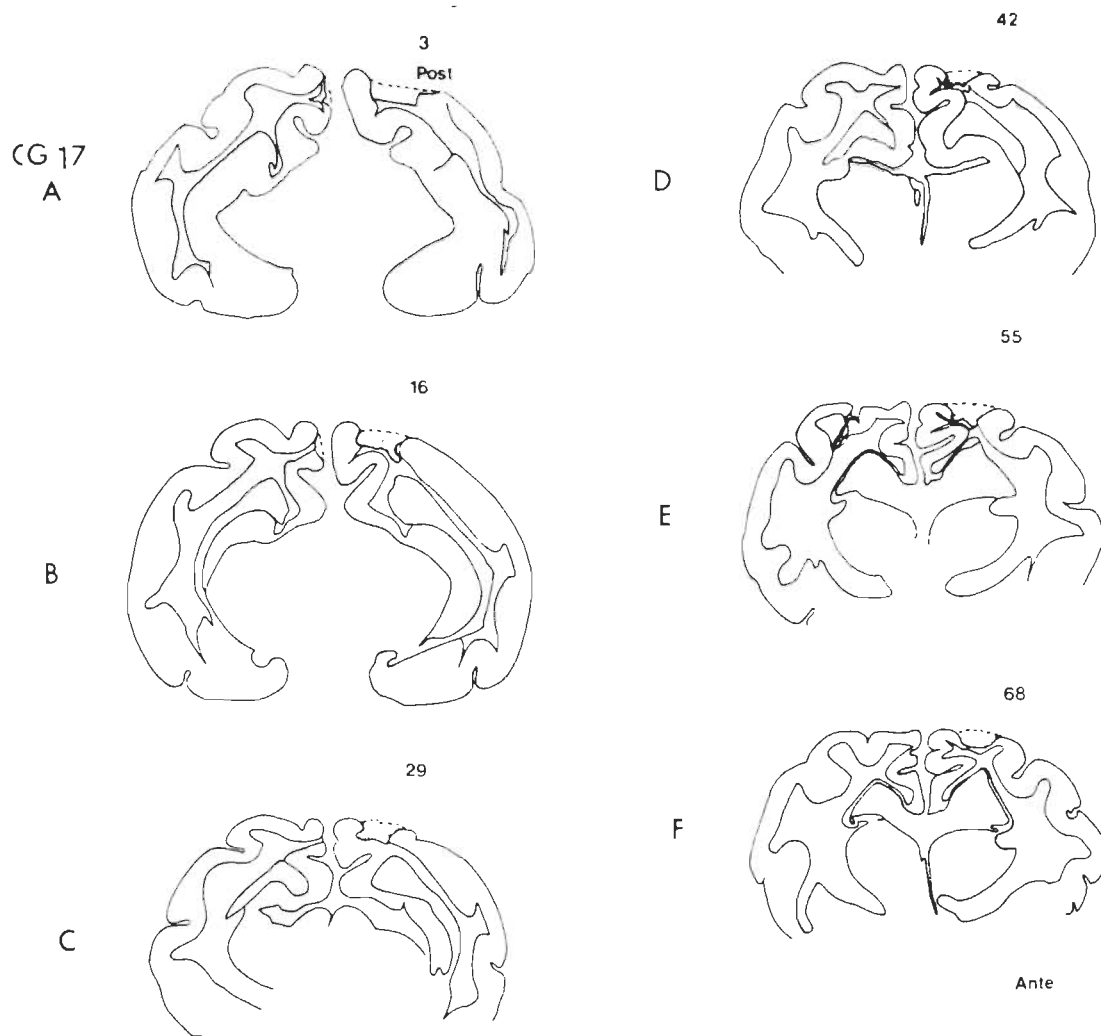


Fig. 4 - Photographies de sections frontales du cerveau de CG 17 (lésions à l'aire 17 de l'hémisphère gauche et aux aires 18 et 19 de l'hémisphère droit). De A à F quelques sections retenues démontrent que les lésions ont atteint leurs cibles.

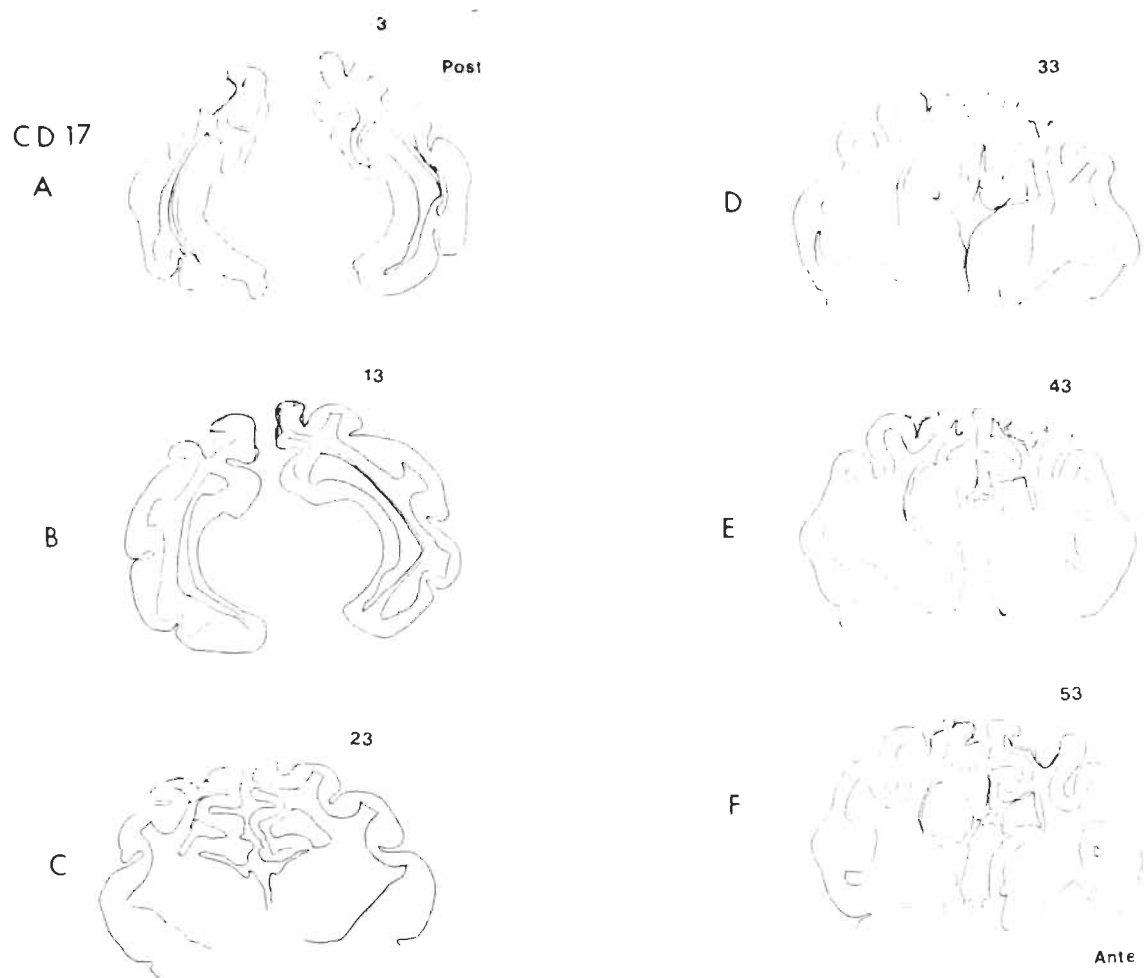
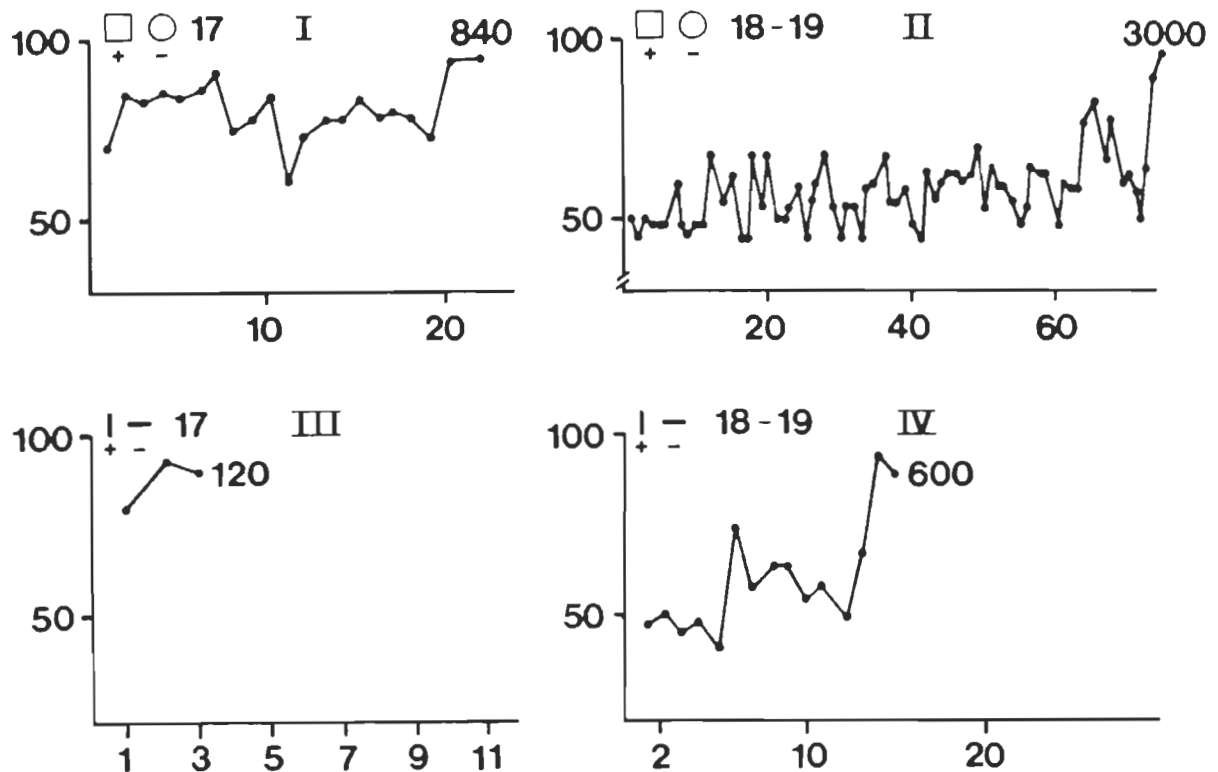


Fig. 5 - Photographies de sections frontales du cerveau de CD 17 (lésions à l'aire 17 de l'hémisphère droit et aux aires 18 et 19 de l'hémisphère gauche). De A à F quelques sections retenues démontrent que les lésions ont atteint leurs cibles.

Les résultats pour ce groupe montrent que les chats avec lésions soit de l'aire 17, soit des aires 18 et 19 sont capables d'acquérir la discrimination des patterns. La figure 6 décrit la performance postopératoire de CG 17 et la figure 7 celle de CD 17 et ce, pour les deux paires de patterns à discriminer (le cercle et le carré ainsi que les barres verticale et horizontale). Quand l'apprentissage se déroule en vision monoculaire avec l'oeil ipsilatéral de l'hémisphère amputé de l'aire 17, les résultats sont excellents et à l'intérieur des scores du groupe contrôle (les chats CC 1 et CC 2; voir figures 17 et 18). Les tests pour la même tâche avec l'oeil opposé et ipsilatéral de l'hémisphère lésé aux aires 18 et 19 indiquent que l'apprentissage se déroule un peu plus lentement. Ainsi, pour la paire cercle-carré, CG 17 atteint le critère de réussite après 840 essais avec l'hémisphère lésé à l'aire 17 (côté gauche) et après 3000 essais avec l'hémisphère lésé aux aires 18 et 19 (côté droit). Pour cette même paire de patterns, le chat CD 17 atteint le critère de réussite après 800 essais avec l'hémisphère lésé à l'aire 17 (côté droit) et après 1080 essais avec l'hémisphère lésé aux aires 18 et 19 (côté gauche). Pour la seconde paire de patterns utilisés, les barres verticale et horizontale, le chat CG 17 atteint le critère de réussite après 120 essais avec l'hémisphère lésé à

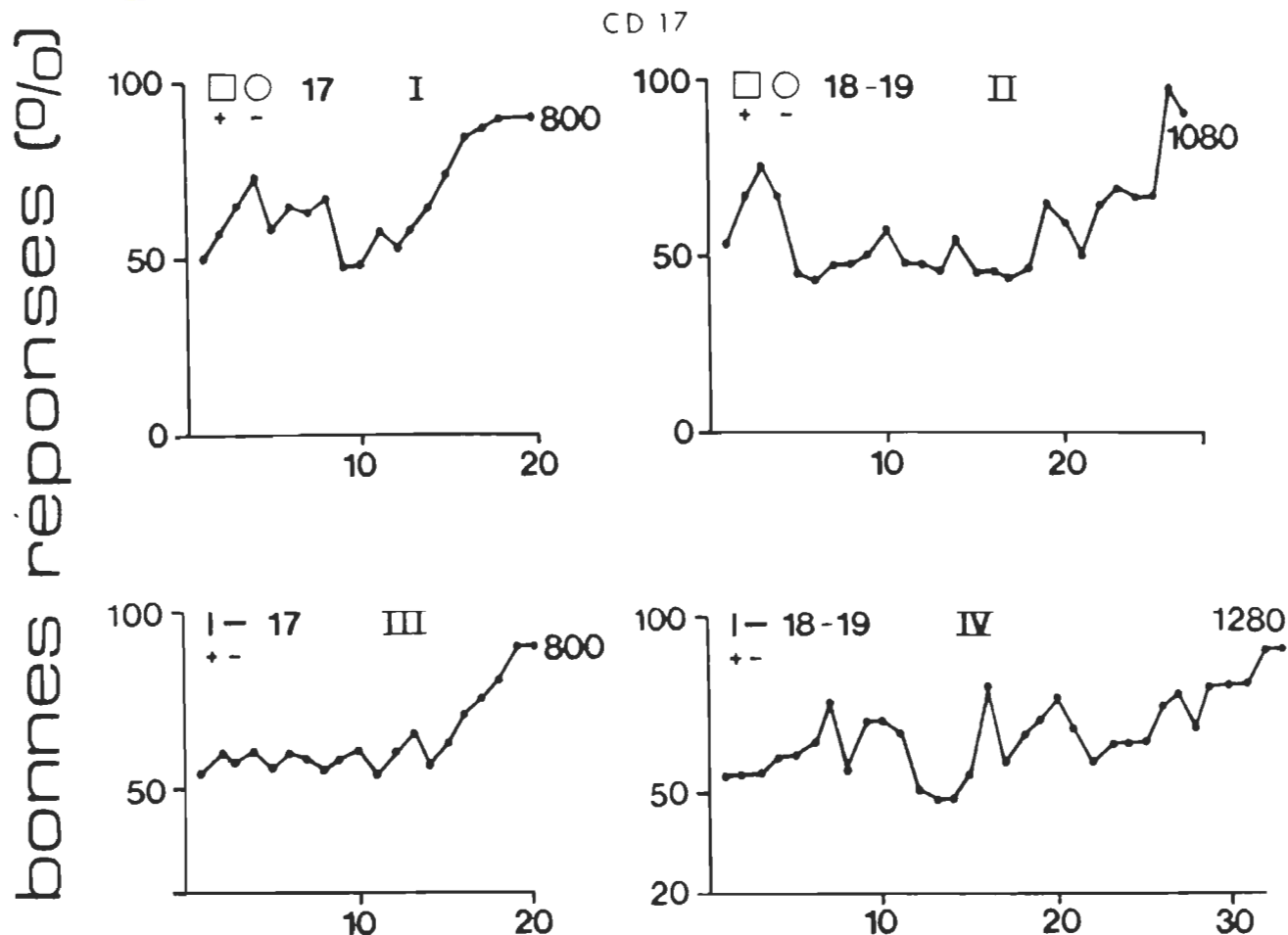
bonnes réponses (%)

CG 17



BLOCS DE 40 ESSAIS

Fig. 6 - Courbes d'apprentissage pour le chat CG 17. I - Performance de l'animal pour la discrimination de la paire carré-cercle avec l'hémisphère lésé à l'aire 17. II - Performance pour la discrimination du cercle-carré avec l'hémisphère lésé aux aires 18 et 19. III - Performance pour la discrimination des barres verticale et horizontale avec l'hémisphère lésé à l'aire 17. IV - Performance pour la discrimination des barres verticale et horizontale avec l'hémisphère lésé aux aires 18 et 19.



BLOCS DE 40 ESSAIS

Fig. 7 - Courbes d'apprentissage pour le chat CD 17. I - Performance de l'animal pour la discrimination de la paire carré-cercle avec l'hémisphère lésé à l'aire 17. II - Performance pour la discrimination du cercle-carré avec l'hémisphère lésé aux aires 18 et 19. III - Performance pour la discrimination des barres verticale et horizontale avec l'hémisphère lésé à l'aire 17. IV - Performance pour la discrimination des barres verticale et horizontale avec l'hémisphère lésé aux aires 18 et 19.

l'aire 17 et après 600 essais avec l'hémisphère lésé aux aires 18 et 19. De son côté, CD 17 prend pour atteindre le critère de réussite 800 essais avec l'hémisphère lésé à l'aire 17 et 1280 essais avec celui lésé aux aires 18 et 19.

Comme les figures 6 et 7 le démontrent, il n'y a aucun transfert interhémisphérique qui contribue à la performance de chaque hémisphère. Pour chacun des patterns et chez les deux chats, l'oeil non entraîné ne bénéficie pas de l'expérience acquise de l'oeil entraîné en premier. Le nombre d'erreurs au sein des premiers 40 essais (P.I.) se maintient aux alentours de 50 pour cent pour chaque hémisphère à chacune des tâches de discriminations. De plus, aucune épargne d'essai ne s'observe dans le nombre total d'erreurs (T.E.) nécessaires afin d'atteindre le critère de réussite lors de chacune des tâches et pour chaque oeil. Ces résultats ne sont pas surprenants puisque déjà, Myers (1956), Ptito et Leporé (1983) et Leporé et al. (1985) rapportent que le transfert interhémisphérique est aboli chez les chats à cerveau divisé lorsque le renforcement utilisé dans le conditionnement expérimental est de la nourriture.

Groupe II - lésions à l'aire 19 et au groupe d'aires 17 et 18

Les chats de ce deuxième groupe sont testés par rapport à deux autres types de lésions. Dans un premier cas, CG 19 a

reçu une lésion de l'aire 19 de l'hémisphère gauche et une lésion aux aires 17 et 18 de l'hémisphère droit. En ce qui concerne le deuxième et dernier chat de ce groupe les lésions sont semblables à celles reçues par le premier mais inversées par rapport aux hémisphères. Les figures 8 et 9 montrent chacune une série de photographies représentant six sections frontales respectivement de chacun des deux cerveaux. Ces figures démontrent bien que les lésions ont complètement détruit les aires corticales qui étaient visées lors de la préparation des animaux à l'étape expérimentale.

Les résultats indiquent que l'acquisition de discriminations de formes visuelles au niveau postopératoire est encore possible. Pour ce groupe, une des paires à discriminer est différente pour chacun des chats. CG 19 est placé devant les barres verticale et horizontale alors que CD 19 est placé devant le carré et le cercle. La deuxième paire, identique pour les deux chats, se compose du signe + et de la lettre T. Chez le chat CG 19, les tests commencent avec l'oeil ipsilatéral de l'hémisphère lésé aux aires 17 et 18 (côté droit). L'animal n'a aucun problème à résoudre la tâche (discriminer entre + et T) et à atteindre la performance requise au succès; 320 essais lui sont nécessaires. Les résultats sont schématisés à la figure 10. La seconde paire de patterns à discriminer, les barres verticale et horizontale, a

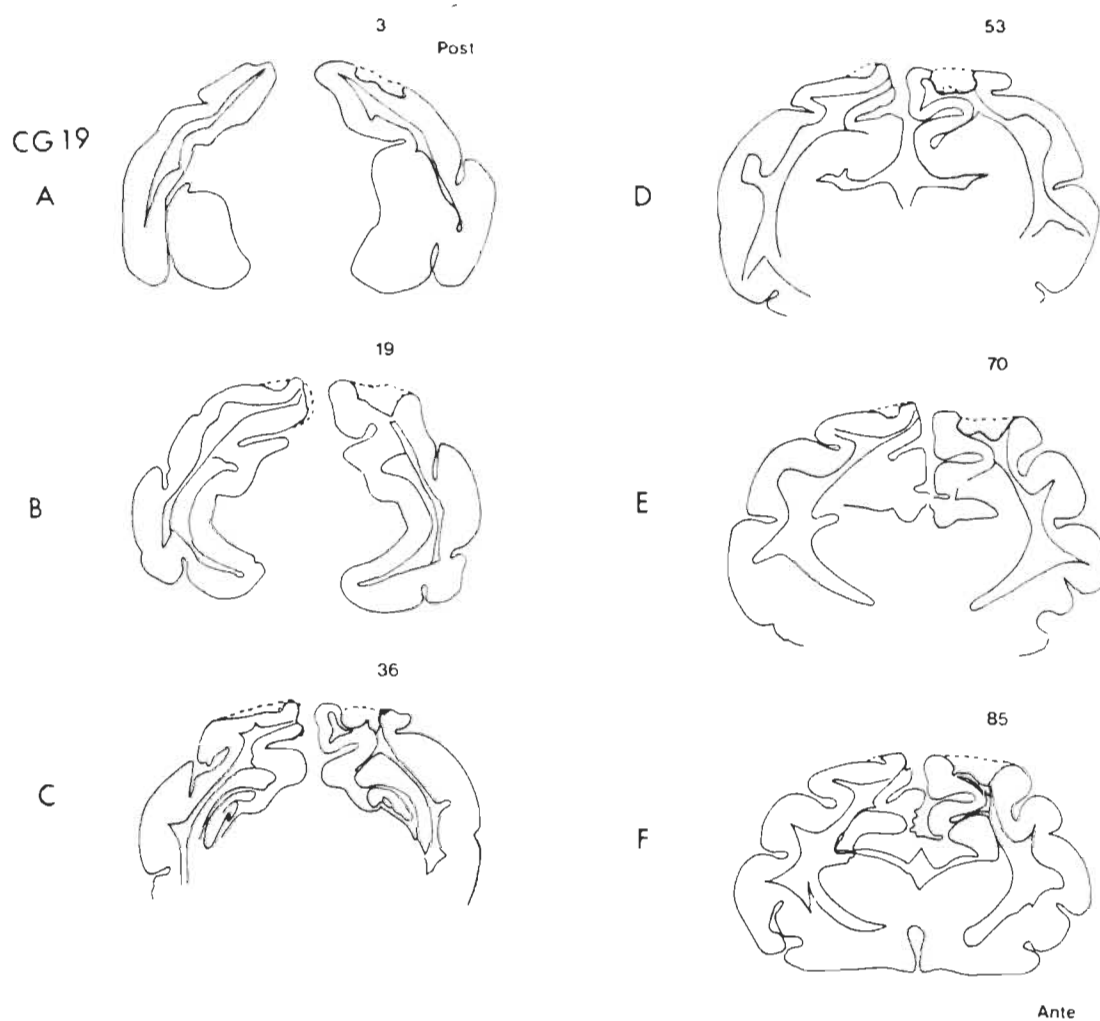


Fig. 8 - Photographies de sections frontales du cerveau de CG 19 (lésions à l'aire 19 de l'hémisphère gauche et aux aires 17 et 18 de l'hémisphère droit). De A à F quelques sections retenues démontrent que les lésions ont atteint leurs cibles.

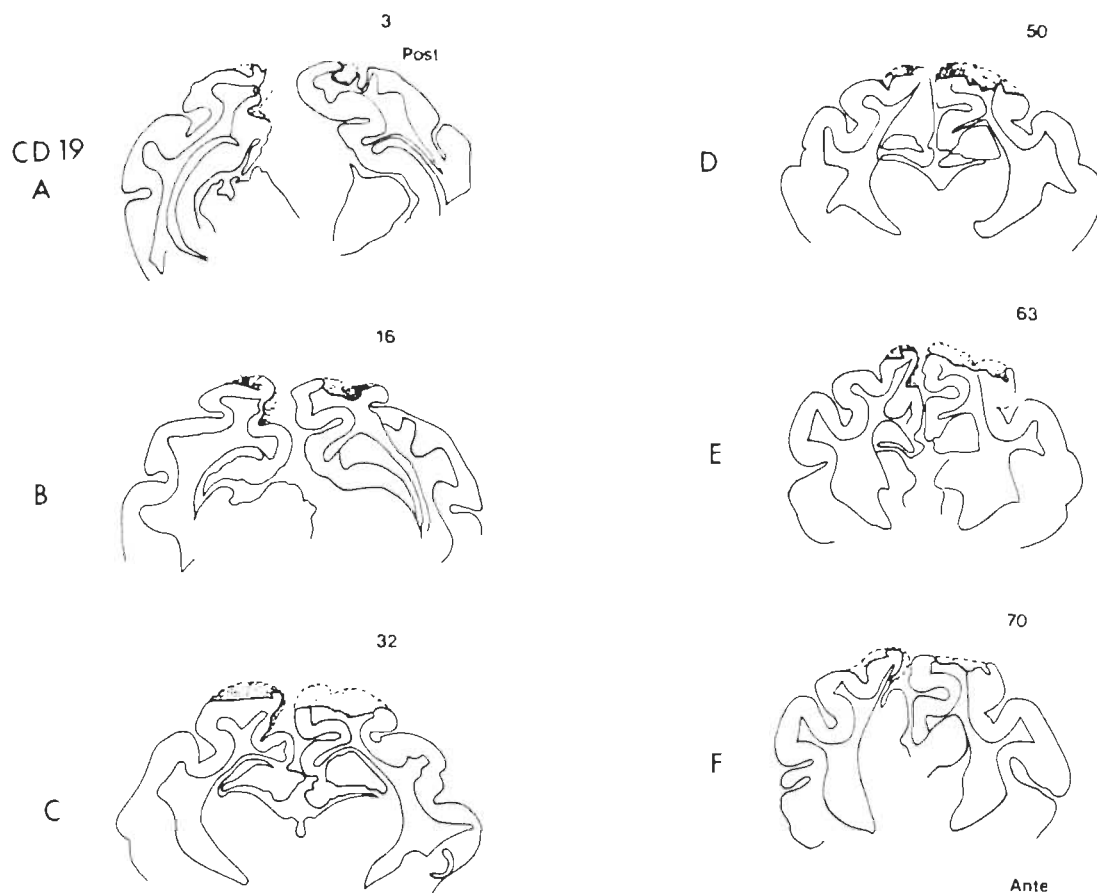


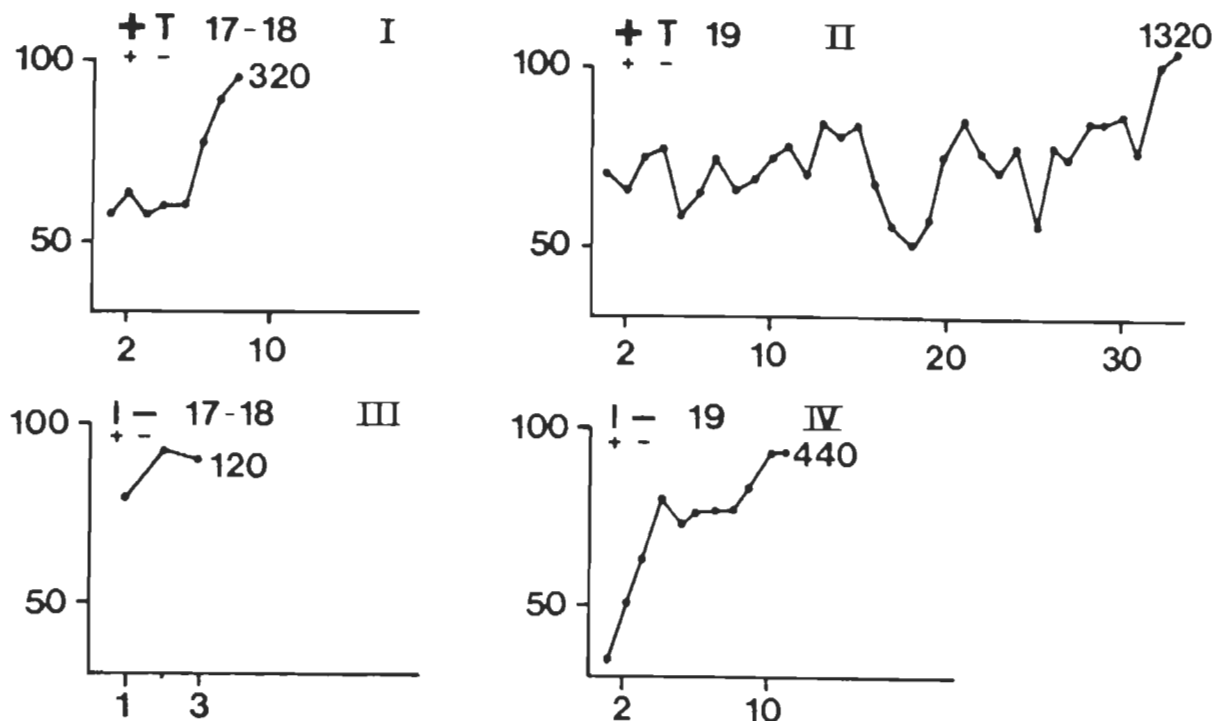
Fig. 9 - Photographies de sections frontales du cerveau de CD 19 (lésions à l'aire 19 de l'hémisphère droit et aux aires 17 et 18 de l'hémisphère gauche). De A à F quelques sections retenues démontrent que les lésions ont atteint leurs cibles.

aussi été possible mais avec une quantité d'essais légèrement inférieure, soit 120. Ceci démontre non seulement que l'animal conserve un bon processus d'apprentissage de la discrimination mais qu'il conserve aussi un bon processus de généralisation. Les tests que l'autre oeil effectue avec les mêmes tâches dénotent que l'acquisition de la première discrimination est quelque peu plus lente bien qu'elle demeure dans les limites comparables aux sujets contrôles. Ainsi l'oeil ipsilatéral de l'hémisphère lésé à l'aire 19 (côté gauche) permet de réaliser la première tâche de discriminations avec 1320 essais. La seconde tâche nécessite 440 essais. Ces deux derniers résultats indiquent que le processus de généralisation est conservé dans les mêmes proportions que pour l'autre hémisphère.

Le second chat de ce groupe, CD 19, est généralement plus lent dans l'apprentissage. Le test initial est fait avec l'oeil ipsilatéral de l'hémisphère lésé à l'aire 19 (côté droit). La figure 11 représente les différents résultats obtenus. 1040 essais sont nécessaires pour atteindre le critère de réussite (avec le signe + et la lettre T) ce qui est comparable au résultat obtenu par CG 19. La généralisation de la tâche d'apprentissage est aussi excellente puisque pour réaliser la seconde tâche, le carré et le cercle, 440 essais sont nécessaires. Les résultats des tests pour

bonnes réponses (%)

CG 19



BLOCS DE 40 ESSAIS

Fig. 10 - Courbes d'apprentissage pour le chat CG 19. I - Performance de l'animal pour la discrimination de la paire signe + VS lettre T avec l'hémisphère lésé aux aires 17 et 18. II - Performance pour la discrimination de la paire signe + VS lettre T avec l'hémisphère lésé à l'aire 19. III - Performance pour la discrimination des barres verticale et horizontale avec l'hémisphère lésé aux aires 17 et 18. IV - Performance pour la discrimination des barres verticale et horizontale avec l'hémisphère lésé à l'aire 19.

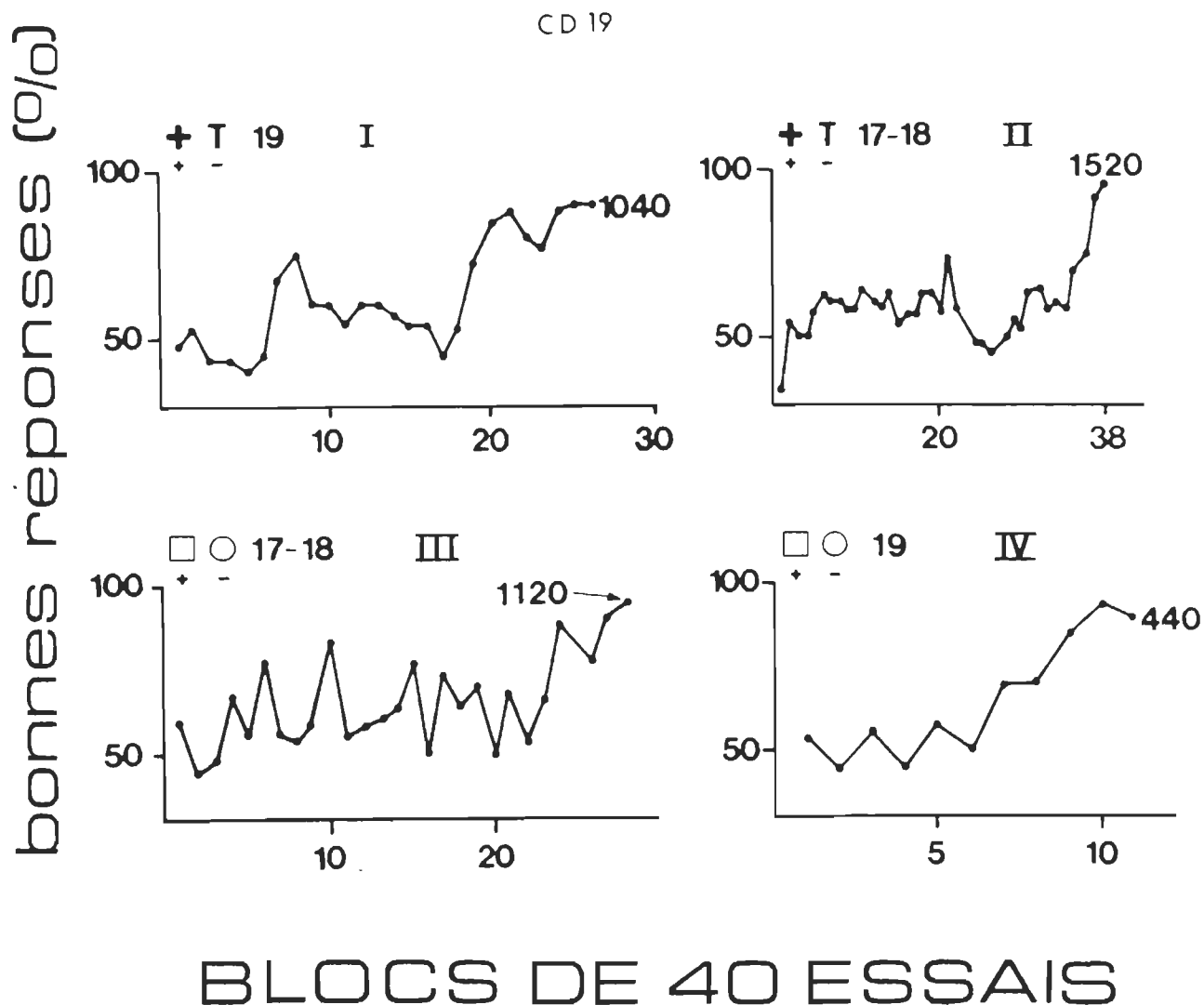


Fig. 11 - Courbes d'apprentissage pour le chat CD 19. I - Performance de l'animal pour la discrimination de la paire signe + VS lettre T avec l'hémisphère lésé à l'aire 19. II - Performance pour la discrimination de la paire signe + VS lettre T avec l'hémisphère lésé aux aires 17 et 18. III - Performance pour la discrimination de la paire cercle-carré avec l'hémisphère lésé aux aires 17 et 18. IV - Performance pour la discrimination de la paire cercle-carré avec l'hémisphère lésé à l'aire 19.

l'autre hémisphère qui est lésé aux aires 17 et 18 dénotent une habilité quelque peu différente dans l'apprentissage. La capacité à discriminer est conservée mais le temps requis pour atteindre le critère de réussite est plus grand puisque 1520 essais sont nécessaires. Le processus de généralisation se conserve et permet au chat de discriminer la deuxième paire avec 1120 essais. La différence entre les résultats des deux chats, CG 19 et CD 19, qui ont les mêmes aires corticales lésées peut s'expliquer uniquement par les différences individuelles; CD 19 étant plus lent dans l'apprentissage mais étant capable d'atteindre les objectifs tout aussi bien.

Tout comme pour le premier groupe, aucun transfert de l'apprentissage qui s'effectue en vision monoculaire n'est dénoté. La mesure de la performance initiale (P.I.) se situe à 50 pour cent pour les deux yeux de chacun des chats. Ceci est aussi valable pour le nombre total d'erreurs (T.E.) nécessaires pour atteindre le critère de réussite. L'hémisphère non entraîné ne bénéficie pas de l'entraînement de l'autre oeil.

Groupe III - lésions aux parties antéro-. et postéromédiane de l'aire suprasylvienne latérale

Les chats de ce groupe sont testés par rapport à la lésion de l'aire suprasylvienne latérale (les parties antéro-.

et postéromédiane) telles que décrites antérieurement.

L'agencement des paires de patterns visuels utilisées est aussi particulier à ce groupe; il se compose de la paire du signe + et du cercle et de la barre verticale et du signe +. Les figures 12 et 13 montrent chacune une série de photographies représentant des coupes frontales des cerveaux respectivement des chats CS 1 et CS 2. Ces coupes coronales illustrent bien que les tissus ci-haut nommés ont été complètement enlevés et que les lésions sont symétriques des deux côtés.

Chez les deux chats les tests commencent avec l'oeil droit; les résultats sont représentés à la figure 14 pour CS 1 et à la figure 15 pour CS 2. Le chat CS 1 prend 760 essais pour atteindre le critère de réussite. Avec son autre oeil, 1000 essais lui sont nécessaires afin d'atteindre ce même critère. Le chat CS 2 prend dans un premier temps 760 essais, soit exactement le même nombre que CS 1 lors de son premier apprentissage. Dans un second temps, comme pour CS 1, CS 2 prend un plus grand nombre d'essais pour réussir; 1160 essais au total. L'habilité d'apprentissage n'est pas éprouvée par des lésions des aires antéro- et postéromédiane de la région suprasylvienne latérale. Les deux chats démontrent un niveau d'apprentissage qui se situe à l'intérieur du niveau des chats contrôles et des autres chats formant les groupes précédents.

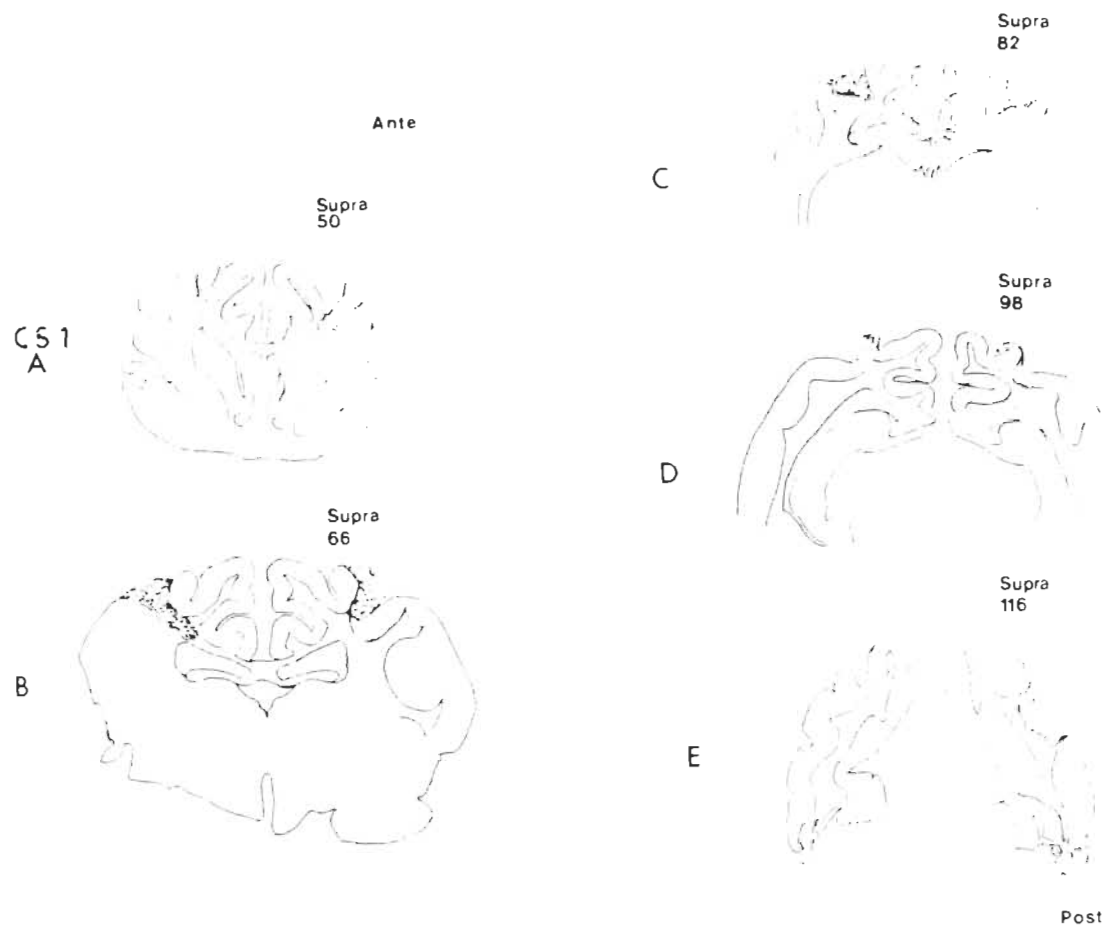


Fig. 12 - Photographies de sections frontales du cerveau de CS 1 (lésion bilatérale de l'aire suprasylvienne latérale). De A à E quelques sections retenues démontrent que les lésions ont atteint leurs cibles.

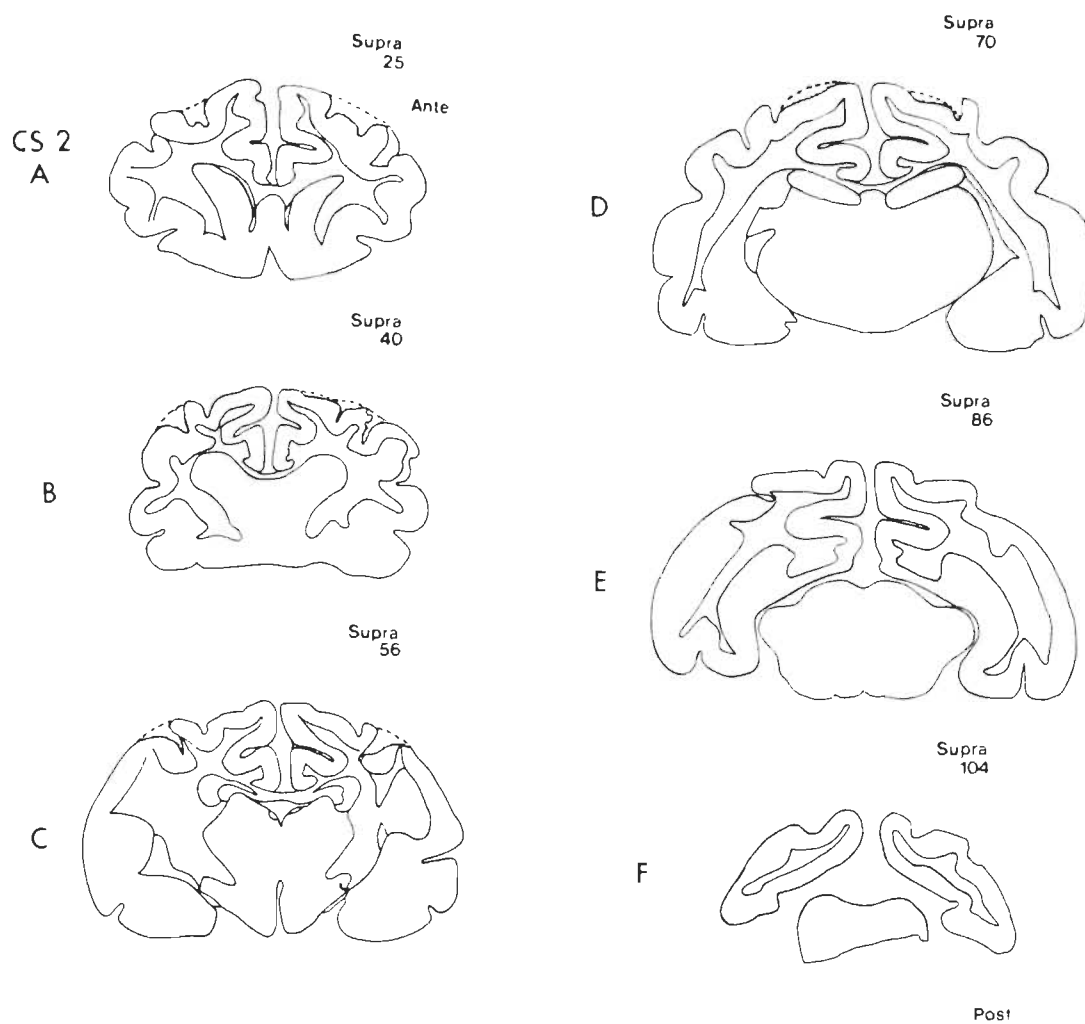


Fig. 13 - Photographies de sections frontales du cerveau de CS 2 (lésion bilatérale de l'aire suprasylvienne latérale). De A à F quelques sections retenues démontrent que les lésions ont atteint leurs cibles.

Chaque hémisphère réalisant l'apprentissage de discriminations se comporte d'une façon qui lui est propre et agit tout comme s'il ignorait ce que l'autre hémisphère a déjà acquis. Comme les figures 14 et 15 le dénotent nettement, il y a absence de transfert interhémisphérique puisque pour les deux chats le deuxième hémisphère entraîné exige un plus grand nombre d'essais que le premier dans l'accomplissement de la tâche. La performance initiale (P.I.) ainsi que le nombre total d'erreurs (T.E.) rendent aussi évidente l'absence de transfert interhémisphérique.

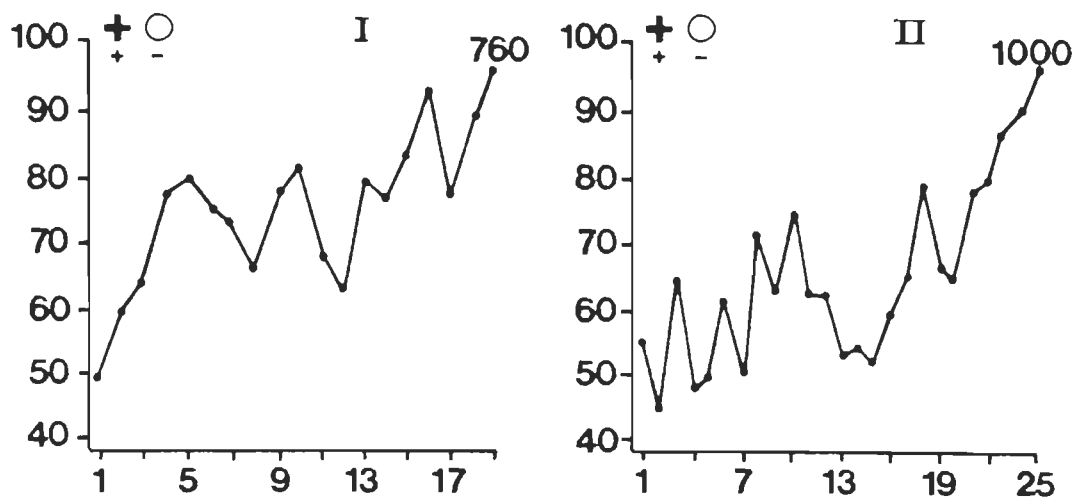
Groupe IV - groupe contrôle

Les chats du groupe contrôle n'ont reçu pour toute lésion que la section des différentes commissures et du chiasma optique. La figure 16 démontre avec évidence à l'aide de photographies de différentes coupes frontales la séparation interhémisphérique du cerveau de CC 1.

L'apprentissage se fait chez ces chats sans qu'ils aient subi préalablement une section au cortex visuel. Les résultats confirment notre attente à savoir que l'apprentissage de discriminations en vision monoculaire chez ces animaux doit se dérouler rapidement. Pour le premier chat, CC 1 (voir fig. 17), l'apprentissage commence avec l'oeil droit et avec la paire + et T; 480 essais lui sont

bonnes reponses (%)

CS 1

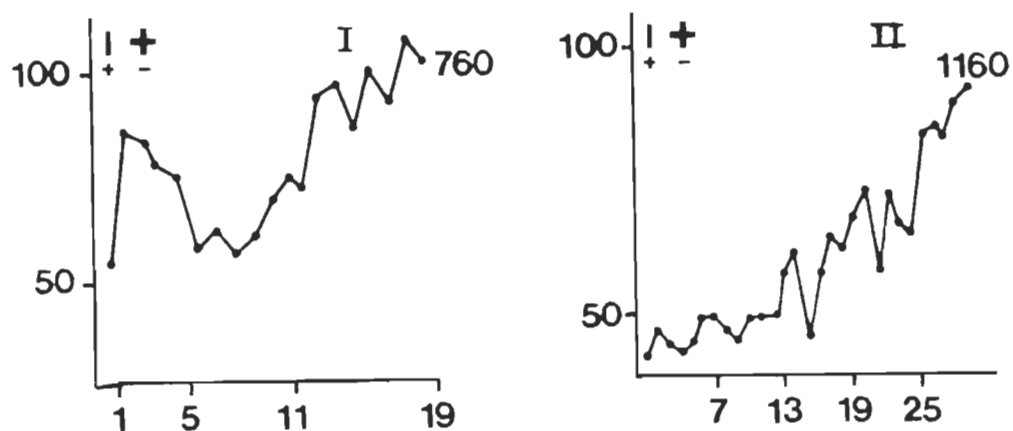


BLOCS DE 40 ESSAIS

Fig. 14 - Courbes d'apprentissage pour le chat CS 1 lésé aux deux aires suprasylvienne latérale (gauche et droit). I - Performance de l'animal pour la discrimination de la paire signe + VS cercle avec l'hémisphère gauche. II - Performance pour la discrimination de la paire signe + VS cercle avec l'hémisphère droit.

bonnes réponses (%)

CS 2



BLOCS DE 40 ESSAIS

Fig. 15 - Courbes d'apprentissage pour le chat CS 2. I - Performance de l'animal pour la discrimination de la paire barre verticale VS signe + avec l'hémisphère gauche. II - Performance pour la discrimination de la paire barre verticale VS signe + avec l'hémisphère droit.

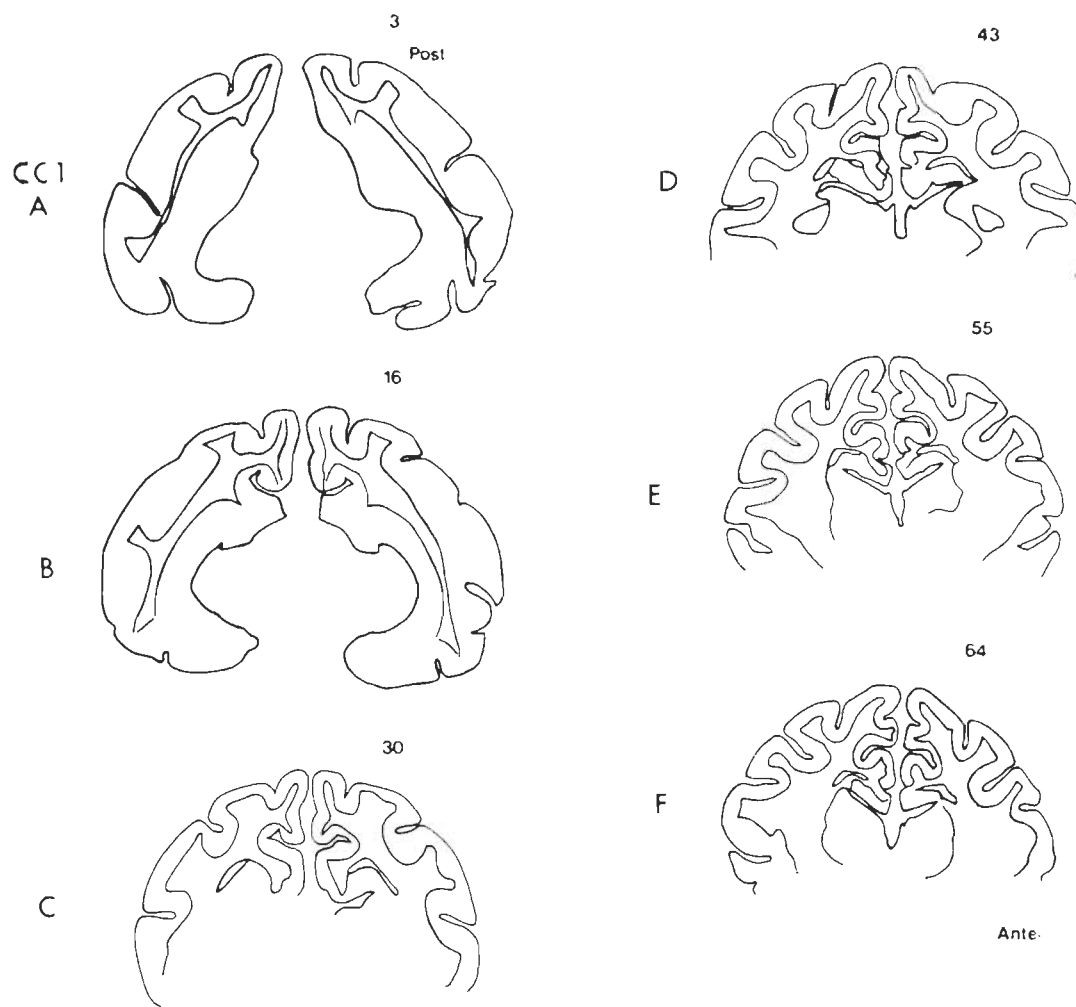


Fig. 16 - Photographies de sections frontales du cerveau de CC 1 (lésion de la commissure calleuse, hippocampienne, antérieure, de la masse intermédiaire et du chiasma optique. De A à F quelques sections retenues démontrent que les lésions ont atteint leurs cibles.

nécessaires. Cette même paire de patterns avec l'oeil gauche nécessite 280 essais. La seconde paire de patterns, les barres verticale et horizontale, qui est utilisée en premier avec l'oeil droit, requiert pour les deux yeux la même quantité d'essais, soit 360.

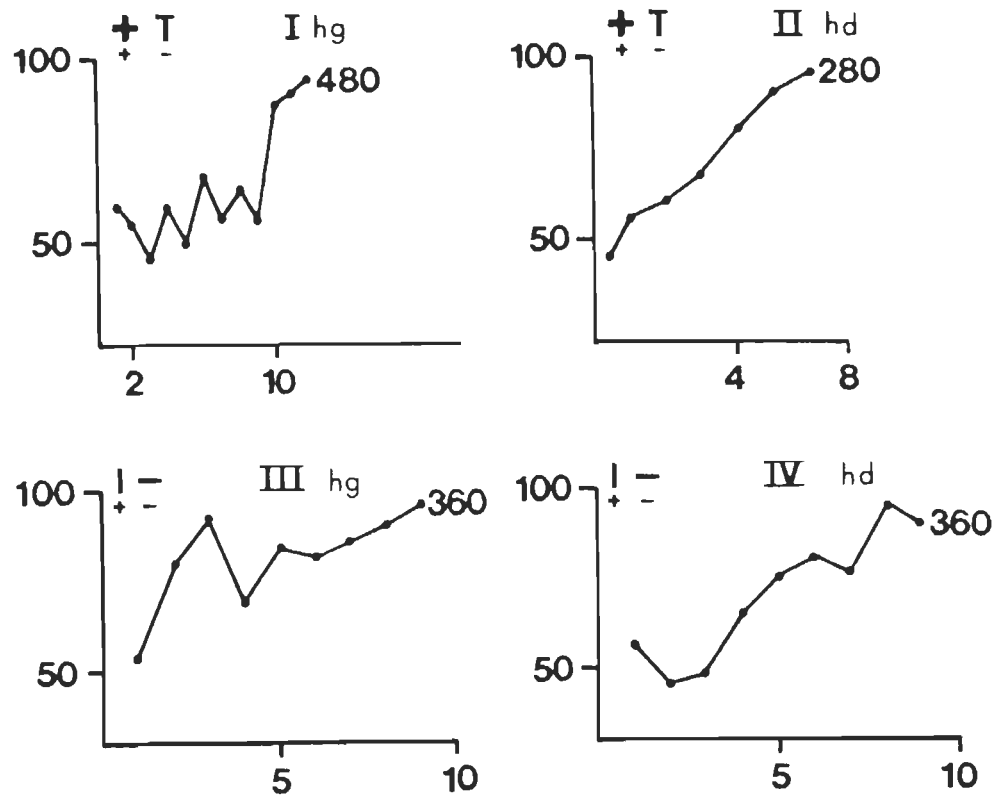
Le deuxième chat, CC 2 (voir fig. 18), commence avec l'oeil gauche l'apprentissage de la paire (+ et T); 400 essais lui sont nécessaires. Avec l'oeil droit il prend 520 essais avant d'arriver au critère de réussite. Avec la deuxième paire, le carré et le cercle, il commence avec l'oeil droit; il ne prend que 200 essais. Par contre, avec l'oeil gauche il prend 600 essais avant d'arriver au critère. Lorsque nous considérons les deux mesures de transfert interhémisphérique, soit la performance initiale et le nombre d'erreurs totales, aucune évidence de transfert n'apparaît.

Discussion

Les différents résultats obtenus par les chats sont regroupés sous forme de moyennes de groupes et représentés à l'aide d'un histogramme à la figure 19. Cette figure confirme que les lésions corticales n'interfèrent pas dramatiquement dans la capacité d'apprentissage de discriminations de formes visuelles. Elle tend à démontrer toutefois que le groupement des lésions des aires 18 et 19 amoindrit la performance de

bonnes réponses (%)

CC 1

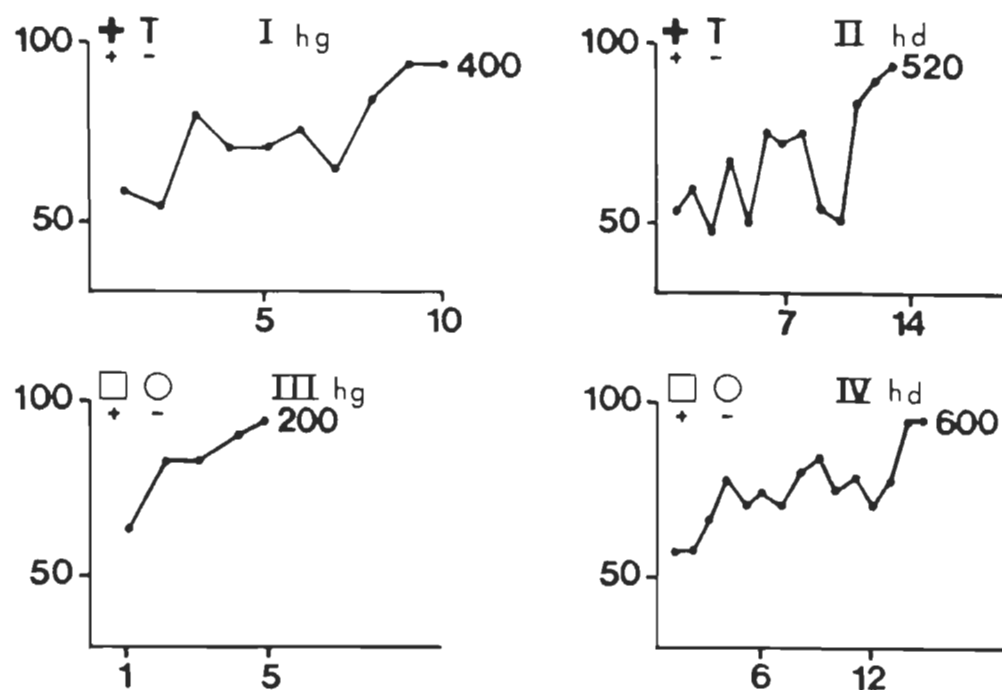


BLOCS DE 40 ESSAIS

Fig. 17 - Courbes d'apprentissage pour le chat CC 1 (aucune lésion corticale). I - Performance de l'animal pour la discrimination de la paire signe + VS lettre T avec l'hémisphère gauche. II - Performance pour la discrimination de la paire signe + VS lettre T avec l'hémisphère droit. III - Performance pour la discrimination des barres verticale et horizontale avec l'hémisphère gauche. IV - Performance pour la discrimination des barres verticale et horizontale avec l'hémisphère droit.

bonnes réponses (%)

CC 2



BLOCS DE 40 ESSAIS

Fig. 18 - Courbes d'apprentissage pour le chat CC 2. I - Performance de l'animal pour la discrimination de la paire signe + VS lettre T avec l'hémisphère gauche. II - Performance pour la discrimination de la paire signe + VS lettre T avec l'hémisphère droit. III - Performance pour la discrimination de la paire cercle-carré avec l'hémisphère gauche. IV - Performance pour la discrimination de la paire cercle-carré avec l'hémisphère droit.

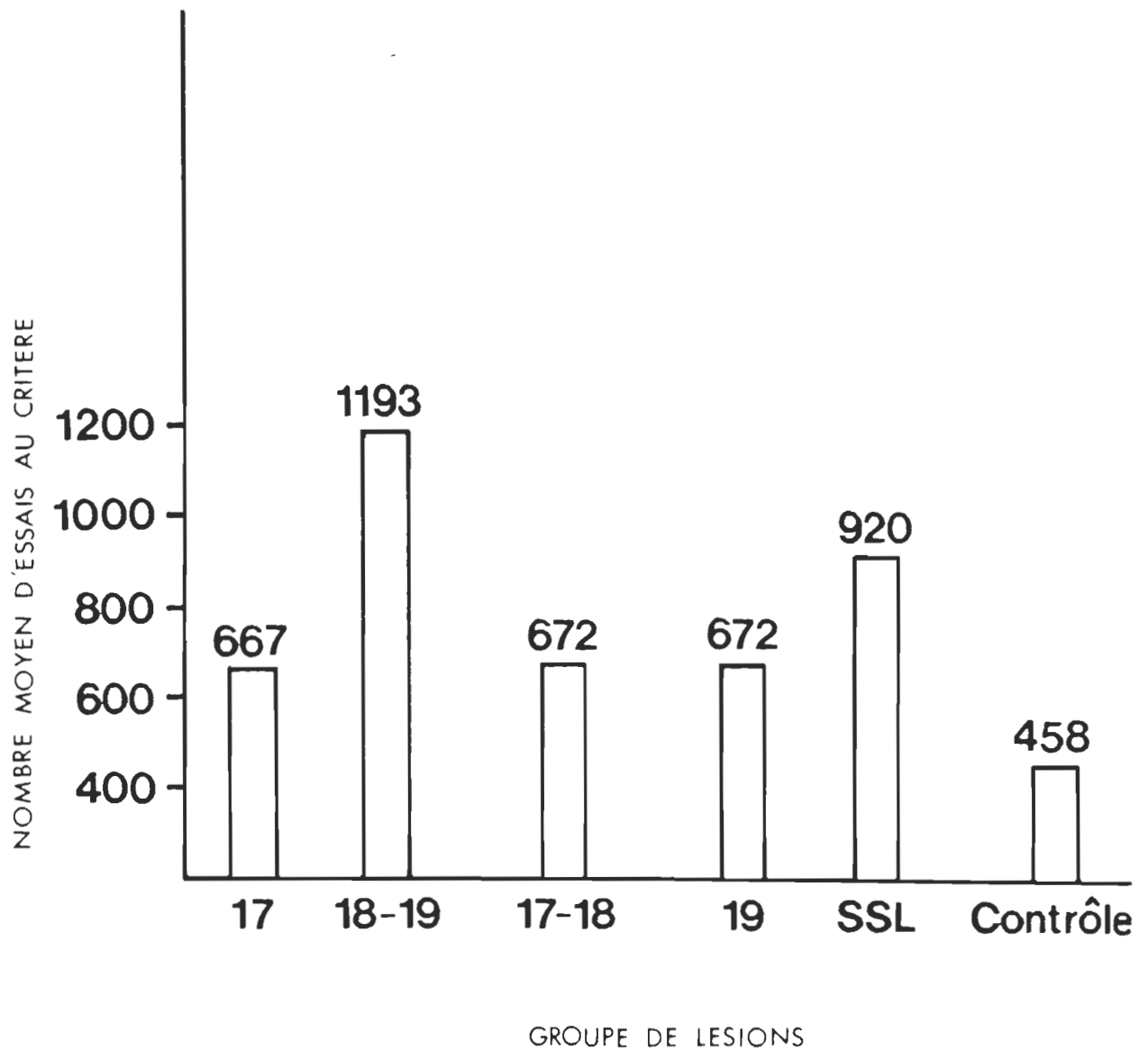


Fig. 19 - Histogramme du nombre moyen d'essais pour atteindre le critère de réussite en fonction du groupe de lésions. Les résultats représentent la moyenne obtenue par tous les chats.

l'apprentissage, les différences entre ce groupe et les autres demeurant à un niveau non significatif.

Les résultats obtenus dans cette étude proposent plus d'une conclusion en regard avec le rôle des cortex strié et extrastrié dans la discrimination de la forme. L'une des premières qui se dessinent concerne l'aire du cortex visuel primaire chez le chat qui semble ne pas interférer avec l'habilité d'apprentissage de discriminations de patterns. Ces résultats sont en accord avec plusieurs études antérieures qui rapportent des conservations remarquables au niveau du comportement visuel guidé après l'ablation de l'aire 17 seule ou des aires 17 et 18 additionnées (Doty, 1971; Sprague et al., 1977; 1981). Les résultats montrent clairement que les animaux porteurs de lésions à l'aire 17 ou aux aires 17 et 18 peuvent acquérir la discrimination de patterns aussi bien que les chats du groupe contrôle. L'aire 17 n'est donc pas nécessaire pour percevoir et discriminer des formes planes simples.

Les résultats portant sur les lésions du cortex extrastrié indiquent que l'ablation de aire 19 et des aires 18 et 19 n'empêchent pas l'apprentissage de discriminations visuelles. Tout au plus, il apparaît qu'une lésion combinée des aires 18 et 19 prolonge l'apprentissage alors qu'une

lésion de l'aire 19 seule n'affecte pas grandement cette performance. Le nombre moyen des essais qui impliquent les chats où l'aire 19 est lésée se compare à ceux des chats qui ont subi des lésions aux aires 17 et 18 ou à l'aire 17 seule. Le retard observé dans l'apprentissage du groupe des deux chats lésés aux aires 18 et 19 s'explique par la performance d'un seul des deux chats. Il s'agit de CG 17 (figure 6) qui prend 3000 essais pour parvenir au critère de succès de la première discrimination. Par contre, lors de la seconde discrimination, il ne faut que 600 essais pour atteindre ce même critère. Quoi qu'il en soit, si l'apprentissage a été lent, il est néanmoins présent. Ces résultats sont aussi en accord avec les études antérieures indiquant que les dommages occasionnés à une grande région englobant les aires 17, 21 et 19 a peu d'effet sur la discrimination de patterns visuels (Berlucchi et al., 1979; Sprague et al., 1977). Ces auteurs croient que l'aire suprasylvienne latérale est responsable de la discrimination parce qu'ils ont noté des déficits dans la perception de la forme à deux dimensions chez des animaux ayant reçu une ablation totale de cette région. Ces résultats sur le rôle de l'aire suprasylvienne dans la perception de la forme ont été souvent vérifiés depuis que d'autres auteurs ont démontré que l'aire suprasylvienne n'est pas primordiale dans la discrimination de la forme (Wood et al., 1979; Ptito et

Leporé, 1983). Sprague et al. (1977) expliquent la différence entre leurs résultats et ceux des autres en imputant un rôle à la nature des stimuli. Ainsi, des stimuli quelque peu différents conduisent à des résultats contradictoires. Pourtant, dans l'étude de Ptito et Leporé (1983), une chirurgie similaire et des paires de stimuli semblables sont utilisés et aucune différence significative dans la capacité de discrimination n'est observée d'avec le groupe contrôle. Dans l'étude de Berlucchi et al. (1979), les déficits dans la discrimination qui sont rapportés s'expliquent probablement par un dommage excessif à la circonvolution suprasylvienne incluant non seulement l'aire suprasylvienne latérale mais aussi les aires 17, 21 et 19. Si les lésions sont restreintes uniquement à l'aire suprasylvienne latérale, aucun déficit ne s'observe (Berlucchi et al., 1979; Ptito et Leporé, 1983). Il semble donc que l'aire suprasylvienne latérale n'est pas impliquée dans cette fonction (Doty, 1971; Wood et al., 1979; Ptito et Leporé, 1983).

Les résultats obtenus ici s'ajoutent à ceux déjà rapportés et indiquent qu'aucune région corticale ne s'utilise de manière cruciale dans la discrimination de formes visuelles. Toutes les aires corticales prénommées participent probablement chez le chat à la fonction de discrimination dans une sorte de processus intégré puisque le déficit apparaît

seulement quand la lésion du cortex atteint une grande région englobant plus de deux aires visuelles. Etant donné la complexité anatomique du système visuel du chat, il semble que l'abolition de la discrimination de patterns par des lésions restreintes à une seule zone corticale soit impossible. La figure 20 illustre un diagramme dérivé de Sprague et al. (1977) dans lequel toutes les projections de la rétine aux diverses structures sous-corticales et de là, aux aires corticales, sont représentées. Quatre voies distinctes ont été mises en évidence. La première voie va de la rétine au thalamus (le corps genouillé latéral). Les parties A et Al projettent aux aires corticales 17 et 18. La partie C projette aux aires 17, 18, 19 et aux parties antéro-. et postéromédiane de l'aire suprasylvienne latérale. La seconde voie, depuis la rétine au noyau interlaminaire médian du thalamus va aux aires corticales 17, 18, 19 ainsi qu'aux parties antéro-, postéro-. et dorsomédiane de l'aire suprasylvienne latérale. La troisième voie va de la rétine jusqu'au collicule supérieur et de là, aux structures sous-corticales telles que le prétectum, le pulvinar inférieur et médian puis se projette aux différentes aires corticales. La quatrième voie implique le prétectum qui reçoit des inputs directement de la rétine et les projette par la suite au collicule supérieur. Par la suite cette voie va jusqu'au

pulvinar latéral avant d'atteindre les aires corticales 20 et 21. La description se complique avec les récentes découvertes d'une aire corticale sise dans la partie ventrale de la circonvolution ectosylvienne antérieure (Mucke et al., 1982; Graybiel et Olson, 1983; Miceli et al., 1985; Ptito et al., (1985) et de par l'évidence d'interconnexions entre le claustrum et l'aire 17 (Ptito et Lassonde, 1981 ; Lassonde et al., 1981).

Les résultats obtenus antérieurement sur les lésions de nombreuses aires corticales en corrélation avec les connexions anatomiques décrites ci-haut mettent une emphase sur l'importance des structures sous-corticales et de leurs projections corticales. Il semble évident qu'une lésion corticale restreinte à une ou deux aires provoque une dégénérescence partielle des structures sous-corticales mais laissent intactes les autres projections efférentes au cortex; ce qui semble suffisant pour médier la discrimination. Un plus grand déficit est obtenu lorsque le dommage implique à la fois les aires 17, 18, 19 et l'ensemble de l'aire suprasylvienne (Ptito, 1984, communication personnelle). Toutefois, des lésions restreintes aux aires 20 et 21 produisent de sévères déficits au niveau de la discrimination visuelle (Campbell, 1976; Sprague et al., 1977). Ces résultats ressemblent à ceux obtenus quand la région du

prétectum-collicule supérieur est enlevé. Il se produit alors des déficits remarquables dans l'apprentissage de la discrimination. Il semble que le système visuel du prétectum-pulvinar-cortex du chat ait une plus grande importance que celui du système visuel géniculo-strié, beaucoup plus récent au niveau phylogénétique.

Conclusion

Le but de cette recherche est de vérifier la capacité d'un premier apprentissage de tâches de discriminations de formes visuelles planimétriques chez des chats (felis catus) à cerveau divisé et ayant subi une lésion à l'une des aires ou à l'un des groupes d'aires corticales suivantes: 17, 19, les parties antéro- et postéromédiane de l'aire suprasylvienne latérale, 17 et 18, et 18 et 19. Pour ce faire, huit chats ont été entraînés à discriminer différentes paires de stimuli visuels en vision monoculaire. Le critère final d'apprentissage a été fixé à un minimum de 36 bonnes réponses sur une possibilité de 40 essais par séance et ce, durant deux séances consécutives d'apprentissage.

Les résultats obtenus confirment l'hypothèse de travail à savoir que les lésions décrites ci-haut ne perturbent pas la capacité d'un premier apprentissage de discriminations de formes visuelles simples. Ces résultats laissent donc supposer que toutes les régions lésées susnommées lorsqu'elles sont prises individuellement ne jouent pas un rôle déterminant dans le processus de discrimination de patterns visuels. Plutôt, toutes ces aires corticales participent probablement chez le chat à une sorte de processus intégré au cours d'une tâche de

discrimination visuelle puisque le déficit apparaît seulement lorsqu'une plus grande région corticale est lésée.

Appendice

Table de hasard contrôlé de Gellerman

Table de hasard déterminant la position du stimulus positif
lors de chaque essai. Cette table comprend 11 séances
différentes de 40 essais chacun.
(Tiré de Gellerman (1933))

SUJET :

Remarques:

1	D	D	C	D	C	C	C	D	D	C	Date:	AM-PM
2	D	D	C	C	D	D	C	D	C	C	N/40:	
3	D	D	C	C	D	D	C	C	D	C	Z:	
4	D	D	C	C	D	C	D	D	C	C		
5	C	D	D	C	C	C	D	C	D	D	Date:	AM-PM
6	C	D	C	D	D	C	C	C	D	D	N/40:	
7	C	D	C	C	D	D	D	C	C	D	Z:	
8	C	D	C	C	D	D	C	C	D	D		
9	C	C	D	C	D	D	C	C	D	D	Date:	AM-PM
10	C	C	D	C	D	C	C	D	D	D	N/40:	
11	C	C	C	D	D	C	D	D	C	D	Z:	
12	C	C	C	D	D	C	D	C	D	D		
13	D	C	D	D	C	C	D	D	C	C	Date:	AM-PM
14	D	C	D	D	C	C	C	D	D	C	N/40:	
15	D	C	D	C	C	D	D	D	C	C	Z:	
16	D	C	C	D	D	D	C	D	C	C		
17	C	D	C	C	D	C	C	D	D	D	Date:	AM-PM
18	C	C	D	D	D	C	D	C	C	D	N/40:	
19	C	C	D	D	D	C	C	D	C	D	Z:	
20	C	C	D	D	C	D	D	C	C	D		
21	C	C	D	D	C	D	C	C	D	D	Date:	AM-PM
22	C	C	D	D	C	C	D	D	C	D	N/40:	
23	C	C	D	D	C	C	D	C	D	D	Z:	
24	C	C	D	C	D	D	D	C	C	D		
25	D	D	C	C	D	C	C	D	D	C	Date:	AM-PM
26	D	D	C	C	C	D	D	C	D	C	N/40:	
27	D	D	C	C	C	D	C	D	D	C	Z:	
28	D	C	D	D	C	D	D	C	C	C		
29	D	D	D	C	C	D	C	D	C	C	Date:	AM-PM
30	D	D	D	C	C	D	C	C	D	C	N/40:	
31	D	D	C	D	C	D	D	C	C	C	Z:	
32	D	D	C	D	C	C	D	D	C	C		
33	D	C	C	D	D	C	C	D	C	C	Date:	AM-PM
34	D	C	C	D	D	C	D	D	C	C	N/40:	
35	D	C	C	D	D	C	C	D	D	C	Z:	
36	D	C	C	D	C	D	D	D	C	C		
37	C	D	D	C	D	C	C	C	D	D	Date:	AM-PM
38	C	D	D	C	C	D	D	C	C	D	N/40:	
39	C	D	D	C	C	D	C	C	D	D	Z:	
40	C	D	D	C	C	C	D	D	C	D		
41	D	C	C	D	C	C	D	D	D	C	Date:	AM-PM
42	D	C	C	C	D	D	C	D	D	C	N/40:	
43	C	D	D	D	C	C	D	C	C	D	Z:	
44	C	D	D	C	D	D	C	C	C	D		

Remerciements

L'auteur désire exprimer sa reconnaissance à son directeur de mémoire, monsieur Maurice Ptito, Ph.D., professeur agrégé, à qui il est redevable d'une assistance soutenue et éclairée.

L'auteur désire également remercié madame Maryse C. Lassonde, Ph.D., professeur agrégé, pour ses conseils judicieux au cours de la rédaction, ainsi que monsieur Franco Leporé, Ph.D., pour les chirurgies réalisées.

De plus, ses remerciements vont à madame Andrée de la Chevrotière, technicienne, ainsi qu'aux étudiants qui l'ont assisté dans le déroulement de l'expérience.

Références

- BERLUCCHI, G. (1972). Anatomical and physiological aspects of visual functions of corpus callosum. Brain research, 37, 371-392.
- BERLUCCHI, G., GAZZANIGA, RIZZOLATI, (1967). Microelectrode analysis of transfer of visual information by corpus callosum. Archives italiennes de biologie, 105, 583-596.
- BERLUCCHI, G., MARZI, C.A. (1970). Veredical interocular transfer of lateral mirror-image discriminations in split-chiasm cats. Journal of comparative ohysiology, 72, 1-7.
- BERLUCCHI, G., SPRAGUE, J.M., ANTONINI, A., SIMONI, A. (1979). Learning and interhemispheric transfer of visual pattern discriminations following unilateral suprasylvian lesions in split chiasm cats. Experimental brain research, 34, 551-574.
- BERLUCCHI, G., SPRAGUE, J.M., LEPORE, F., MASCETTI, G.G. (1978). Effects of lesion of aeras 17, 18 and 19 on interocular transfert of pattern discriminations in split-chiasm cats. Experimental brain research, 31, 275-297.
- BERMAN, N., PAYNE, B.R. (1980). Crossed corticofugal in the cat. Soc. neurosci. (abstr.), 6, 482.
- BLAKEMORE, C. (1968). Binocular depth discrimination and the nasotemporal division. Journal of neurophysiology, 205, 471-497.
- BURROW, F.R., HAYHOW, W.K. (1971). The organization of the thalamocortical visual pathways in the cat. An experimental degeneration study. Brain research, 4, 220-270.
- BUTLER, C.R. (1968). A memory-record for visual discrimination habits produced in both cerebral hemispheres of monkey when only one hemisphere has received direct visual information. Brain research, 10, 152-167.

- DIAMOND, I.T. (1976). Organization of the visual cortex: Comparative anatomical and behavioral studies. Federation proc., 35, 60-67.
- DIAMOND, I.T., WARD, J.P. (1975). Behavioral study of the visual cortex of Galago Senegaleasis. Journal of comparative physiology, 89, 1109-1135.
- DINEEN, J., KEATING, E.G. (1979). A demonstration of complex pattern vision in the monkey completely lacking striate cortex. Sco. neurosci. (abstr.), 5, 782.
- DOTY, R.W. (1971). Survival of pattern vision after removal of striate cortex in the adult cat. Journal of neurology, 143, 341-369.
- FLINDT-EGEBAK, P., OLSEN, R.B. (1978). Some different connections of the feline claustrum. Neuroscience lett. suppl., 1, S159.
- GAREY, L.J., POWELL, T.P.S. (1967). The projection of the lateral geniculate nucleus upon the cortex in the cat. Proc. roy. soc. London ser., R169, 107-126.
- GAREY, L.J., JONES, E.G., POWELL, T.P.S. (1968). Interrelationships of striate and extrastriate cortex with the primary relay sites of visual pathway. Journal of neurology and psychiatry, 31, 135-157.
- GAZZANIGA, M.S. (1970). The bisected brain. Englewood Cliffs, N.J., Prentice-Hall.
- GELLERMAN, L.W. (1933). Change orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. Journal of genetic psychology, 42, 206-208.
- GRAYBIEL, A.M. (1972). Some ascending connections of the pulvinar and nucleus lateralis posterior of the thalamus in the cat. Brain research, 44, 99-125.
- HEATH, C.J., JONES, E.G. (1970). Connections of area 19 and the lateral suprasylvian area of the visual cortex of the cat. Brain research, 19, 302-305.
- HEATH, C.J., JONES, E.G. (1972). The anatomical organization of the suprasylvian gyrus of the cat. Ergebnisse der anatomie, 45(3).

- HUBEL, D.H., WIESEL, T.M. (1967). Cortical and callosal connections concerned with the vertical meridian of visual fields in the cat. Journal of neurophysiology, 30, 1561-1573.
- HUBEL, D.H., WIESEL, T.M. (1968). Stereopsis in macaque monkey: a behavioral demonstration. Nature, 225, 42-44.
- HUBEL, D.H., WIESEL, T.M. (1969). Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) of the cat. Journal of physiology, 202, 251-260.
- HUGHES, A. (1981). Population magnitudes and distribution of the major classes of cat retinal ganglion cell as estimated from HRP filling and a systematic survey of the soma diameter spectra for classical neurones. Journal of comparative neurology, 197, 303-339.
- HUGHES, H.C. (1977). Anatomical and neurobehavioral investigations concerning the thalamocortical organization of the cat visual system. Journal of comparative neurology, 175, 311-336.
- HUGHES, H.C. (1980). Efferent organization of cat pulvinar complex with a note on bilateral claustrorhinal and reticulocortical connections. Journal of comparative neurology, 193, 937-963.
- HUMPHRY, N.H. (1974). Vision in a monkey without striate cortex. A case study. Perception, 3, 241-255.
- JAYARAMAN, A., UPDYKE, B.V. (1979). Organization of visual cortical projections to the claustrum in the cat. Brain research, 178, 107-115.
- JOSHUA, D.E., BISHOP, P.O. (1970). Binocular single vision and depth discrimination. Receptive field disparities for central and peripheral vision and binocular interaction on peripheral vision and binocular interaction on peripheral units in the cat striate cortex. Experimental brain research, 10, 389-416.
- KAWAMURA, S.J., SPRAGUE, J.M., NIIMI, K. (1974). Corticofugal projections from the visual cortices to the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. Journal of comparative neurology, 158, 339-362.

- KENNEDY, H., BAILEYDIER, C. (1977). Direct projections from thalamic intralaminar nuclei to extrastriate visual cortex in the cat traced with horseradish peroxidase. Experimental brain research, 28, 133-139.
- KLUVER, H., BARRERA, E. (1956). A method for the combined staining of cells and fibers in the nervous system. Journal of neuropathology experimental, 12, 400-403.
- LASSONDE, M.C., PTITO, M., PRIBRAM, K.M. (1981). Intra cerebral influences on the microstructure of visual cortex. Experimental brain research, 43, 131-144.
- LEICESTER, J. (1968). Projection of the visual vertical meridian to cerebral cortex of the cat. Journal of neurophysiology, 34, 453-466.
- LEPORE, F., PTITO, M., PROVENÇAL, C., GUILLEMOT, J.P. (1985). Transfert interhémisphérique d'apprentissage visuel: effet de la tâche. Sous presse.
- LEVEY, S.M., GILBERT, C.D. (1976). Laminar patterns of geniculocortical projections in the cat. Brain research, 113, 1-19.
- LEVEY, S.M. SHERK, (1981). The visual claustrum of the cat: I. structure and connections. Journal of neuroscience, 1, 956-980.
- MACCHI, G., BENTIVOGLIO, M., MINCIACCHI, D., ROSSINI, P., TEMPESTA, E. (1978). The claustrum-cortical projections: A HRP study in the cat. Neurosci. lett. suppl., 1, S166.
- MICELI, D., LEPORE, F., WARD, R., PTITO, M. (1984). Commissural pathways involved in the inter-hemispheric connections of the anterior ectosylvian visual areas of the cat. Soc. neurosci. abstr., 10, 729.
- MUCKE, L., NORITA, M., BENEDEK, G., CREUTZFELD, O. (1982). Physiologic and anatomic investigation of visual cortical area situated in the ventral bank of the anterior ectosylvian sulcus in the cat. Experimental brain research, 46, 1-11.
- MYERS, R.E. (1955). Interocular transfer of pattern discrimination in cats following section of crossed optic fibers. Journal of comparative physiological psychology, 48, 470-473.

- MYERS, R.E. (1956). Function of corpus callosum in interocular transfer. Brain, 79, 358-363.
- MYERS, R.E. Transmission of visual information within and between the hemispheres: A behavioral study. In Interhemispheric relations and cerebral dominance, V.B. Mountcastle (ed.), Baltimore.
- NIIMI, F., SPRAGUE, J.M. (1970). Thalamo-cortical organization of the visual system in the cat. Journal of comparative neurology, 138, 219-250.
- NIKARA, T., BISHOP, P.O., PETTIGREW, J.D. (1968). Binocular interaction on single units in cat striate cortex: simultaneous stimulation by single moving slit with receptive fields in correspondance. Experimental brain research, 6, 391-410.
- PALMER, L.A., ROSENQUIST, A.C., TUSA, R.J. (1977). The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual areas in the cat. Journal of comparative neurology, 177, 237-256.
- PROVENÇAL, C. (1979). Le transfert interhémisphérique chez le chat à cerveau divisé: effet de la motivation. Mémoire de maîtrise, Université de Montréal.
- PTITO, M., LASSONDE, M.C. (1981). Effects of claustral stimulation on the properties of visual cortex neurons in the cat. Journal of experimental neurology, 77, 315-320.
- PTITO, M., LEPORE, F. (1983). Effects of unilateral and bilateral lesions of the lateral suprasylvian area on learning and interhemispheric transfer of pattern discrimination in the cat. Behavioural brain research, 7, 211-227.
- PTITO, M., LEPORE, F. (1985). Effects of unilateral and bilateral lesions of the lateral suprasylvian area on learning and interhemispheric transfer of pattern discrimination in the cat. Behavioural brain research, 7, 211-227.
- RACZKOWSKI, D. (1979). Connections of the lateral posterior-pulvinar complex with extrastriate visual cortex in the cat. Soc. neurosci., (abstr.) 5, 803.

- RICHE, D., LANOIR, J. (1978). Some claustror-cortical connections in the cat and baboon as studied by retrograde horseradish peroxidase transport. Journal of comparative neurology, 177, 435-444.
- SANIDES, D., BUCHHOLTZ, C.S. (1979). Identification of the projection from the visual cortex to the claustrum by anterograde axonal transport in the cat. Experimental brain research, 34, 197-200.
- SECHZER, J.A. (1963). Successful interocular transfer of pattern discrimination in "split-chiasm" cats with shock-avoidance motivation. Journal of comparative physiology and psychology, 58, 76-83.
- SHERMAN, S.M., SPEAR, P.D. (1982). Organization of visual pathways in normal and visually deprived cats. Physiological reviews, 62, 738-854.
- SHOUMURA, K. (1972). Patterns of fiber degeneration in the lateral wall of suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) following lesions in the visual cortex in the cats. Brain research, 42, 264-267.
- SPEAR, P.D., BAUMANN, T.P. (1979). Effects of visual cortex removal on receptive-field properties of neurons in lateral suprasylvian area of the cat. Journal of neurophysiology, 42, 31-56.
- SPEAR, P.D., MILLER, S., OHMANN, L. (1983). Effects of lateral suprasylvian visual cortex lesions on visual localization, discrimination and attention in cats. Communication personnelle.
- SPRAGUE, J.M. (1966). Visual, acoustic, and somesthetic deficits in the cat after cortical and midbrain lesions. In The thalamus, Purpura, D.P., and Yarbrough, M.D. (ed.), Columbia university press, New York, 391-417.
- SPRAGUE, J.M., BERLUCCHI, G., RIZZOLATTI, G. (1979). The role of the superior colliculus and pretectum in vision and visually guided behavior. Handbook of sensory physiology,
- SPRAGUE, J.M., HUGHES, H.C., BERLUCCHI, G. (1981). Cortical mechanisms in pattern and form perception. Brain mechanisms and perceptual awareness, Raven press, New York, 107-131.

- SPRAGUE, J.M., LEVY, J., DIBERARDINO, A., BERLUCCHI, G.
(1977). Visual cortical areas mediating form discrimination
in the cat. Journal of comparative neurology, 172,
441-488.
- TUSA, R.J., PALMER, L.A., ROSENQUIST, A.C. (1975). The
retinotopic organization of the visual cortex in the cat.
Neuroscience abstract, I, 52.